

SÉRIE A, N° 843
N° D'ORDRE :
869

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

Jean-Marie LEFEBVRE

1^{re} THÈSE

ÉTUDE DES VARIATIONS DES SUBSTANCES AZOTÉES
AU COURS DE LA VÉGÉTATION DE L'ORGE

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 13 décembre 1958 devant la commission d'examen :

MM. E. ULRICH *Président.*

De CUGNAC }
MOYSE } *Examineurs.*

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

7, rue Keppeler - Paris

THESES
UNIVERSITY OF MICHIGAN
ANN ARBOR
MICHIGAN
1911



Digitized by the Internet Archive
in 2026

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

Jean-Marie LEFEBVRE

1^{re} THÈSE

ÉTUDE DES VARIATIONS DES SUBSTANCES AZOTÉES
AU COURS DE LA VÉGÉTATION DE L'ORGE

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 13 décembre 1958 devant la commission d'examen :

MM. E. ULRICH *Président.*

De CUGNAC }
MOYSE } *Examineurs.*

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

7, rue Keppeler - Paris



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen J. PÉRÈS.

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.
PAUTHENIER	T	Électrotechnique générale.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.
GARNIER	T	Géométrie supérieure.
PÉRÈS	T	Mécanique des fluides et applications.
LAUGIER	T	Physiologie générale.
M. CURIE	T	Physique (S. P. C. N.).
BARRABÉ	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
G. DARMOIS	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.
J. BOURCART	T	Géographie physique et Géologie dynamique.
PLANTEFOL	T	Botanique.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.
PRÉVOST	T	Chimie organique.
BOULIGAND	T	Application de l'analyse à la Géométrie.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.
WYART	T	Minéralogie.
TEISSIER	T	Zoologie.
MANGENOT	T	Biologie végétale.
P. AUGER	T	Physique quantique et Relativité.
MONNIER	T	Physiologie générale.
PIVETEAU	T	Paléontologie.
ROCARD	T	Physique (E. N. S.).
H. CARTAN	T	Mathématiques (E. N. S.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.
FAVARD	T	Géométrie supérieure.
COULOMB	T	Physique du Globe.
M ^{lle} COUSIN	T	Biologie animale (S. P. C. N.).
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.
P. DRACH	T	Zoologie.
KASTLER	T	Physique.
EPHRUSSI	T	Génétique.
WURMSER	T	Biologie physico-chimique.
RIVIÈRE	T	Géologie (S. P. C. N.).
GAUTHERET	T	Biologie végétale (P. C. B.).
LUCAS	T	Recherches physiques.
A. THOMAS	T	Biologie cellulaire.
ARNULF	T	Optique appliquée.
M. MORAND	T	Enseignement de Physique.
SOLEILLET	T	Physique.
FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.
DANJON	T	Astronomie.
LAPORTE	T	Physique générale et Radioactivité.
JANET	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
PETIT	T	Biologie maritime.
QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.
GALLIEN	T	Embryologie.
EICHHORN	T	Biologie végétale (S. P. C. N.).
DE CUGNAC	T	Biologie végétale (S. P. C. N.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie Physique.
THELLIER	T	Physique du Globe.
L'HÉRITIER	T	Génétique.
GRIVET	T	Radioélectricité.
PONCIN	T	Mécanique générale.
DUBREIL	T	Arithmétique et théorie des nombres.
QUELET	T	Chimie organique.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.
CUVILLIER	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
JUNG	T	Pétrographie.
TRILLAT	T	Microscopie et diff. électronique.
WIEMANN	T	Chimie organique et structurale.
JACQUINOT	T	Spectroscopie et Physique céleste.
VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
DESTOUCHES	T	Théories physiques.
M. PRUVOST	T	Géologie.
AMIEL	T	Chimie générale.
HOCART	T	Minéralogie.
J. P. MATHIEU	T	Physique (P. C. B.).

PROFESSEURS

COUTEAUX	T	Biologie animale (P. C. B.).
MAY	T	Biologie animale (P. C. B.).
CHOQUET	T	Calcul différentiel et Intégral.
FELDMANN	T	Biologie (P. C. B.).
GUINIER	T	Physique des solides.
JOST	T	Physiologie comparée.
FORTET	T	Calcul des probabilités.
SCHWARTZ	T	Calcul différentiel et intégral.
CHOUARD	T	Physiologie végétale.
MALAVARD	T	Aviation.
BRELOT	T	Calcul différentiel.
NORMANT	T	Chimie organique.
BÉNARD	T	Chimie (P. C. B.).
BUVAT	T	Botanique (E. N. S.).
DUGUE	T	Statistiques mathématiques.
GELOSO	T	Chimie (S. P. C. N.).
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.
ULRICH	T	Physiologie végétale.
MARÉCHAL	T	Optique théorique et appliquée.
KIRRMANN	T	Théories chimiques.
CHADEFAUD	T	Botanique.
DESTRIAU	T	Physique (M. P. C.).
M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie générale.
SALEM	T	Mathématiques générales.
LELONG	T	Mathématiques générales.
DEVILLERS	T	Anatomie et Histologie comparées.
EHRESMANN	T	Topologie algébrique.
FRANÇON	T	Physique (S. P. C. N.).
GLANGEAUD	T	Géographie physique et Géologie dynamique.
GODEMENT	T	Mathématiques (M. P. C.).
PISOT	T	Calcul des Probabilités.
ROCH E.	T	Géologie.
SCHATZMANN	T	Astrophysique.
TERMIER	T	Paléontologie stratigraphique.
ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.
JOLIOT	T	Physique nucléaire et Radioactivité.
LENNUIER	T	Physique (P. C. B.).
RIZET	T	Génétique.
M ^{me} TONNELAT	T	Théories physiques.
DIXMIER	T	Mathématiques (M. P. C.).
SOUCHAY	T	Chimie générale.
AIGRAIN	T	Physique (P. C. B.).
BRUSSET	T	Chimie minérale.
M. LÉVY	T	Physique théorique.
LENORMANT	T	Physiologie.
M ^{me} CHAIX	T	Chimie biologique.
M ^{me} HUREL-PY	T	Biologie végétale (P. C. B.).
PIAUX	T	Chimie (P. C. B.).
BRUN	T	Méc. expér. des fluides.
LEDERER	T	Chimie biologique.
M ^{me} DUBREIL	T	Mathématiques.
M ^{me} LE LONG	T	Mathématiques (E. N. S.).
BELLAIR	T	Géologie (S. P. C. N.).
COTTE	T	Physique (M. P. C.).
DUBOIS J. E.	T	Chimie (S. P. C. N.).
LAMOTTE	T	Zoologie (E. N. S.).
MICHEL	T	Chimie (S. P. C. N.).
OLMER	T	Énergétique générale.
ROUAULT	T	Physique générale.
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
BACHEWITZ	T	Chimie Physique.
BROSSEL	T	Physique.
BUSER	T	Biologie animale (P. C. B.).
CAMUS	T	Biologie végétale (P. C. B.).
CASTAING	T	Physique générale.
CURIEN	T	Minéralogie et Cristallogr.
MOYSE	T	Physiologie végétale.
NOIROT	T	Évolution des Êtres organ.
PANNETIER	T	Chimie (P. C. B.).
POSSOMES	T	Biologie animale (P. C. B.).
PULLMANN	T	Chimie théorique.
TEILLAC	T	Physique nucléaire et Radioactivité.
TONNELAT	T	Biologie physico-chimique.
VILLE	T	Économétrie.
WILLEMART	T	Chimie (P. C. B.).
DODE	T	Chimie.
FREYMAN	T	Physique (S. P. C. N.).
GUINOCHE	T	Biologie végétale (Orsay).
ROLLET	T	Chimie (P. C. B.).
M ^{lle} JOSIEN	T	Chimie (P. C. B.).
CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique et théorie des groupes.
DESNUELLE	T	Chimie biologique.

Secrétaire général: C. MONIER

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE,

A MA MÈRE,

A MA FEMME

**ÉTUDE DES VARIATIONS DES SUBSTANCES AZOTÉES
AU COURS DE LA VÉGÉTATION DE L'ORGE**

INTRODUCTION

Ce travail a été effectué, pour la majeure partie, dans le cadre des activités du Laboratoire des plantes fourragères de l'I. N. R. A. à Rouen. Il semblait initialement destiné à servir de travail type dans l'étude de la physiologie des substances azotées chez les espèces fourragères et prairiales.

Pour simplifier l'approche du problème, j'ai choisi l'Orge comme sujet d'étude. Cette espèce a, du point de vue agricole, un grand intérêt dû à ses nombreuses utilisations fourragères et industrielles et, du point de vue scientifique, elle présente l'avantage d'être une plante autogame, ce qui permet d'obtenir dans la descendance des individus génétiquement homogènes. Les espèces prairiales qui conviendraient le mieux à une étude de ce genre, telles que *Lolium perenne* ou *Dactylis glomerata* sont moins favorables, leur caractère allogame favorisant la création de nombreux hybrides et, de ce fait, d'individus peu semblables entre eux par leur morphologie et leur physiologie.

La variété d'Orge choisie est l'Orge de printemps *Aurore* appartenant à l'espèce *Hordeum distichum* L. et sélectionnée par la Société d'Encouragement pour les Orges de Brasserie et les Houblons (SECOBRAH).

Bien que la physiologie de l'Orge ne soit pas en tous points comparable à celle d'autres Graminées, son étude permet la définition d'un certain nombre de stades de végétation correspondant à des variations physiologiques précises. Ces stades et les phénomènes physiologiques qui les caractérisent peuvent être étendus à d'autres espèces.

Après l'exposé des méthodes de dosage utilisées, l'étude de la physiologie des substances azotées de l'Orge sera divisée en trois parties principales.

La première est consacrée à la germination.

L'influence de la température sur les vitesses relatives de la protéolyse et de la protéogenèse et sur le métabolisme des amides sera examinée.

Dans la deuxième partie, la physiologie des plantes jeunes est étudiée en ce qui concerne la répartition des formes azotées entre les racines et les jeunes talles en croissance. L'influence de l'apport d'azote minéral, sous différentes formes, sur la synthèse protéique dans les parties aériennes de la plante est également examinée.

Enfin, les variations du métabolisme azoté et leurs relations avec les migrations des protides solubles sont analysées dans les limbes foliaires lors de la montaison et de la formation de l'épi.

La troisième partie est consacrée à l'étude du métabolisme azoté au cours de la formation et de la maturation du grain.

La floraison provoque une rupture dans le rythme des synthèses protéiques et glucidiques. L'accumulation finale des glucides qui dure pendant plusieurs semaines s'accompagne de la diminution de la capacité des plantes à assimiler l'azote minéral.

Cependant, un apport azoté minéral tardif, au moment de la sortie de l'épi, devient une pratique agricole courante qui permet une extension de la durée des synthèses protéiques. Son influence sur le métabolisme protidique en fin de végétation est également étudiée.

Ce travail a été accompli à l'Institut National de la Recherche Agronomique, au Laboratoire des plantes fourragères de Rouen et à la Station Centrale de Physiologie Végétale de Versailles.

J'ai une dette de reconnaissance à l'égard de M. Louis HEDIN, directeur du Laboratoire des plantes fourragères qui, dans l'orientation et la réalisation de ce travail m'a soutenu par ses avis précieux et son enthousiasme communicatif. Son affection et ses encouragements me furent d'une aide précieuse.

J'exprime ici toute ma gratitude à M. Alexis MOYSE qui, après m'avoir reçu dans son laboratoire et avoir orienté mes travaux, m'a beaucoup aidé par ses conseils éclairés et sa bienveillante sollicitude à mener à bien la réalisation et la rédaction de ce travail.

Je remercie M. Yves COIC, directeur de la Station Centrale de Physiologie Végétale, de l'aide matérielle qu'il m'a apportée et de la bienveillance et de la compréhension qu'il m'a témoignées.

Que M^{lle} M. L. CHAMPIGNY et M. Cl. LIORET reçoivent mes remerciements pour l'aide qu'ils m'ont apportée au cours de mes séjours au Laboratoire de Photosynthèse.

MÉTHODES ET TECHNIQUES

Les méthodes de dosage des formes azotées que j'ai utilisées sont celles décrites par CHIBNALL et coll. (1932), VICKERY et coll. (1935 *a*) et MOYSE (1950).

La séparation et le dosage des acides aminés libres ont été faits selon THOMPSON et coll. (1951 *a* et *b*). Ces méthodes et techniques sont décrites ci-dessous ainsi que les modifications que j'ai pu y apporter.

Préparation des échantillons végétaux.

Les lots d'organes sont choisis aussi identiques que possible. Leurs caractéristiques sont indiquées dans chaque cas particulier au cours du travail.

Les organes végétaux, après nettoyage, sont coupés en petits fragments, introduits dans un flacon taré et pesés à l'état frais.

La fixation du matériel est faite par séjour de deux heures dans une étuve ventilée à 68°C, la dessiccation est terminée dans un dessiccateur, sous vide, en présence de P_2O_5 à la température du laboratoire et à l'abri de la lumière, pendant 1 ou 2 mois jusqu'à poids constant. La pesée permet alors d'obtenir le poids de la substance sèche.

Dans un certain nombre de cas, la dessiccation a débuté dans une étuve à vide à la température de 60°C pendant deux heures. Dans ces conditions, le séjour en présence de P_2O_5 se trouve réduit à une quinzaine de jours.

On sait que dans ces conditions la glutamine est peu altérée. VICKERY et coll. (1935 *b*), PUCHER et coll. (1935).

A 68°C, et en 90 minutes, les pertes d'azote amidé provenant de la dégradation de la glutamine sont de l'ordre de 5 p. 100. A 85°C, elles sont beaucoup plus importantes et atteignent facilement 20 p. 100.

Extraction des Composés azotés solubles.

Les prises d'essai de 0,5 à 5 grammes sont broyées dans un mortier, réduites en poudre fine et versées dans un bécher. L'extraction des substances azotées solubles est faite à l'aide d'alcool à 50° G. L. à 80°C, au bain-marie (MOYSE, 1950).

Après 10 minutes d'extraction suivies d'un repos qui permet la précipitation des parties insolubles, le liquide est filtré sur filtre de Buchner avec une légère aspiration.

Le résidu est repris 4 fois par 10 cm³ d'alcool à 50° G. L. pendant deux minutes à 80°C.

La fraction insoluble est jetée quantitativement sur le filtre et lavée. Le titre de l'alcool s'abaisse légèrement pendant l'extraction. RICHARDSON (1934) a montré qu'avec les extractions successives, une quantité de liquide au moins dix fois supérieure au volume de la poudre, l'extraction des formes azotées solubles est complète.

Pour les grains très riches en amidon une autre technique d'extraction est utilisée. Après broyage au mortier, la poudre obtenue est recouverte d'une solution aqueuse d'acide trichloracétique à 10 p. 100. On agite de temps en temps, et, après une heure de contact, le liquide est décanté et filtré sur un Buchner avec légère aspiration. L'extraction est répétée 4 fois pendant une demi-heure dans les mêmes conditions. La partie insoluble restant sur le filtre est lavée 2 fois (QUETEL 1938).

Dans les deux cas, les extraits sont amenés finalement à un volume de 150 cm³, et conservés à la glacière.

Dosage des formes azotées.

Sur ces extraits les dosages suivants sont faits :

N soluble total.	N amidé total.
N du précipité trichloracétique.	N amidé instable.
N ammoniacal.	N aminé libre.
N nitrique.	N du précipité phospho-tungstique.

La précipitation trichloracétique n'est faite que dans le cas de l'extraction par l'alcool à 50° G. L.

a) Dosage de l'azote protéique.

Le filtre et le résidu insoluble de l'extraction sont introduits dans une fiole Kjeldahl de 300 cm³ avec 30 cm³ de SO₄H₂ et 600 mg de catalyseur au sélénite de mercure de DUMAZERT et MARCELET (1938). Le chauffage est d'abord doux pour éviter des surchauffes pouvant provoquer des pertes, et il est poursuivi ensuite à l'ébullition et jusqu'à 8 heures après la décoloration du liquide.

Après refroidissement, le liquide est amené à un volume de 100 cm³ par addition d'eau. La distillation de l'ammoniaque est faite avec l'appareil de Parnas et Wagner sur une partie aliquote de 5 ou 10 cm³. L'ammoniaque distillée est recueillie dans une solution aqueuse d'acide borique à 1 p. 100. Elle est titrée à l'aide d'HCl N/70 en présence de réactif de

Tashiro (rouge de méthyle à 0,1 p. 100 dans l'alcool à 95° G. L. : 1 vol. Bleu de méthylène 0,1 p. 100 dans l'alcool à 95° G. L. : 1 vol.).

Lorsque l'extraction a été faite par l'alcool à 50° G. L., une partie aliquote de l'extrait est traitée par l'acide trichloracétique amené à une concentration de 10 p. 100 dans un tube de centrifugeuse. Après un séjour de 24 heures à 0°C, la centrifugation permet de recueillir le précipité trichloracétique. L'N de celui-ci est dosé dans les mêmes conditions et ajouté à l'N du résidu insoluble. La somme correspond à l'N protéique.

b) Dosage de l'azote soluble total.

La prise d'essai du liquide d'extraction (25 cm³) est versée dans un petit matras de Kjeldahl. On y ajoute 2 cm³ de SO₄H₂ pur et on évapore à l'étuve à 105°C jusqu'à consistance sirupeuse. La minéralisation est faite en ajoutant 10 cm³ de SO₄H₂ et 200 mg de catalyseur.

S'il y a des nitrates dans la solution (coloration bleue en présence de diphenylamine et d'acide sulfurique pur), l'ion NO³⁻ est réduit avant la minéralisation, selon JOIDBAUER (traitement par 10 cm³ d'acide phénylsulfurique : 4 g d'acide phénique neige dissous dans 100 cm³ de SO₄H₂ pur en présence de 300 mg de poudre de zinc pendant 24 heures). On ajoute ensuite le catalyseur et la minéralisation est conduite comme précédemment.

La quantité d'N du précipité trichloracétique est retranchée de la quantité d'azote obtenue. La différence correspond à l'N soluble total réel.

c) Dosage de l'azote ammoniacal.

Une prise d'essai de 10 cm³ est versée dans l'appareil d'YOVANOVITCH (1925) avec quelques cm³ d'une solution saturée de carbonate de lithium en présence de phénolphtaléine. L'ammoniaque libérée est entraînée sous pression réduite par un courant de vapeur d'eau selon BACH (1932) à une température inférieure à 70°C pendant 10 minutes. L'ammoniaque est recueillie dans une solution d'acide borique à 1 p. 100 et titrée par HCl N/70 en présence de réactif de Tashiro.

d) Dosage de l'azote nitrique.

La méthode de BACH (1933) permet de doser les nitrates en présence de substances organiques. Une prise d'essai de 15 cm³ est alcalinisée par 1 cm³ de NaOH2N. L'ammoniaque est alors entraînée par la vapeur d'eau sous pression réduite à 70°C dans l'appareil d'YOVANOVITCH. On recueille l'ammoniaque dans l'acide borique à 1 p. 100.

Une deuxième distillation est faite dans les mêmes conditions après

adjonction de 500 mg d'alliage de Dewarda sur la même prise d'essai. Quelques gouttes d'alcool octylique préviennent la formation d'une mousse trop abondante.

L'azote nitrique obtenu est corrigé de la quantité d'azote présente dans l'alliage.

e) Dosage de l'azote amidé total.

La méthode utilisée est celle de VICKERY et coll. (1935 a). Les amides contenues dans une partie aliquote de l'extrait soluble sont hydrolysées par $\text{SO}_4\text{H}_2\text{N}$.

L'hydrolyse est faite dans un tube de verre de 4 cm de diamètre et 20 cm de longueur dans lequel on verse la prise d'essai de 10 cm^3 et 2 cm^3 de SO_4H_2 6N. Le tube à hydrolyse est surmonté d'un tube de verre qui permet la condensation des vapeurs, et placé dans un bain-marie bouillant pendant 3 heures.

Dans ces conditions, l'asparagine et la glutamine sont hydrolysées, l'allantoïne n'est que peu altérée.

Après refroidissement, la liqueur est amenée au voisinage de la neutralité par addition de NaOH 6N. L'ammoniaque est dosée comme précédemment par la méthode de BACH, l'alcalinisation pour la déplacer étant obtenue par addition de quelques gouttes d'une solution de 5 g de BO_3Na_3 dans 100 cm^3 de NaOH 0,5 N.

La quantité d'N amidé est obtenue après soustraction de la quantité d'ammoniaque préexistante.

f) Dosage de l'azote amidé instable.

La méthode suivie est celle de VICKERY et coll. (1935 a) basée sur l'hydrolyse de la fonction amide de la glutamine à pH 6,5, et le dosage de l'ammoniaque libérée ; l'asparagine, amide plus stable, n'est pas hydrolysée dans ces conditions.

Dix cm^3 de l'extrait sont versés dans un tube à hydrolyse avec 20 cm^3 d'une solution tampon 0,1 M de $\text{PO}_4\text{H}_2\text{K}$ et 0,05 N de BO_3Na_3 en présence de bleu de bromothymol. Le liquide est amené à coloration verte, si nécessaire, par quelques gouttes d' HCl ou de NaOH N 70. Après 3 heures d'ébullition au bain-marie, l'ammoniaque libérée est dosée (voir N ammoniacal).

L'N amidé instable est obtenu après correction de la quantité d'ammoniaque préexistante. Il correspond sensiblement à N amidé de la glutamine présente dans les extraits.

L'N amidé de l'asparagine est obtenu par différence entre l'N amidé total et l'N amidé instable.

Dans les tableaux numériques figurent l'N total de l'asparagine et l'N total de la glutamine. Ils sont égaux au double des quantités d'azote amidé correspondantes.

g) Dosage de l'azote aminé.

L'azote aminé a été dosé à l'aide de deux méthodes différentes.

Pour les premières analyses (stades jeunes de végétation), la méthode décarboxylative de VAN SLYKE et coll. (1941) a été utilisée.

Elle est basée sur le dosage de CO_2 libéré en présence de la ninhydrine qui provoque la décarboxylation des acides aminés. Le CO_2 est recueilli dans une solution de baryte. L'excès de baryte est ensuite déterminé à l'aide de HCl N/70.

Cette méthode est très délicate, la solution de baryte étant difficile à préserver des sources extérieures de CO_2 , les erreurs par excès sont fréquentes et la reproductibilité des résultats en souffre.

J'ai donc préféré utiliser la méthode eudiométrique de VAN SLYKE (1911, 1912) basée sur la réaction de NO_2H sur le groupement NH_2 des acides aminés avec libération d'azote gazeux dont le volume est directement mesuré.

Un prélèvement de 15 cm^3 est concentré à l'étuve à vide pour éliminer l'alcool qui provoquerait un dégagement de gaz gênant. Le volume est amené à 10 cm^3 . Huit cm^3 servent au dosage et deux cm^3 au rinçage de l'éprouvette de mesure de l'appareil.

Le NO_2H est obtenu par réaction de l'acide acétique sur le nitrite de sodium. La solution d'acide acétique contient 2 p. 100 de KI afin de diminuer les erreurs par excès dues à la présence de glyocolle et de cystine. KENDRICK et coll. (1937).

Le temps de réaction adopté est de 10 minutes à 20°C.

La table de Van Slyke permet de calculer la teneur de l'échantillon en N aminé d'après le volume d'N gazeux, compte tenu de la température et de la pression atmosphérique.

Dans les tableaux numériques qui suivent, l'N des amino-acides correspond à N aminé dosé diminué d'une quantité égale à N amidé total, afin de ne tenir compte que de l'N appartenant à des amino-acides à l'exception des amides, et d'une quantité égale à celle de l'N amidé instable. On sait en effet, que la fonction amide de la glutamine réagit comme l'N aminé en présence de NO_2H .

h) Dosage de l'azote du précipité phosphotungstique.

En première approximation l'N du précipité phosphotungstique appartient aux polypeptides (DELAUNAY, 1927).

La précipitation est faite de la façon suivante : à 10 cm^3 de l'extrait

versés dans un tube de centrifugeuse, sont ajoutés 0,5 cm³ de SO₄H₂ pur et 10 cm³ de réactif phosphotungstique (100 g acide phosphotungstique, 70 g SO₄H₂ pur, H₂O QS 1 000 cm³). Après un repos à la glacière pendant 24 heures, on centrifuge et élimine le liquide surnageant avec un microsiphon. Le culot de centrifugation est remis en suspension dans une solution de SO₄H₂ à 5 p. 100 contenant une petite quantité d'acide phosphotungstique, on centrifuge à nouveau, élimine le liquide, et le précipité est entraîné avec un peu d'eau dans un matras Kjeldahl et enfin minéralisé.

La valeur obtenue est diminuée de la quantité d'N du précipité trichloracétique et de la quantité d'N ammoniacal.

BOULANGER et coll. (1942), BOULANGER (1943), ont signalé que cette méthode peut donner des résultats erronés par excès, le réactif phosphotungstique précipitant en même temps que les polypeptides : l'ammoniaque, les acides aminés basiques, la cystine, l'acide urique et les bases puriques. Ces derniers corps étant en faible quantité, les résultats obtenus ont été attribués à l'N polypeptidique.

Analyse chromatographique des acides aminés.

Déminéralisation des extraits.

Il est indispensable de déminéraliser les extraits végétaux avant la chromatographie sur papier (CONSDEN et coll., 1948).

On pratique cette opération en fixant les acides aminés et les cations minéraux sur une résine échangeur de cations telle que Dowex 50 ou Permutite C 50 préalablement activée à l'HClN. Les acides aminés sont ensuite quantitativement déplacés par NH₄OH N, les cations minéraux restant fixés sur la résine.

Vingt-cinq cm³ de l'extrait hydroalcoolique sont mis dans un bécher avec 0,5 cm³ d'acide acétique glacial, laissés une nuit à la glacière et filtrés s'il y a lieu. Ce traitement permet d'une part d'éliminer des protéines éventuellement solubilisées et, d'autre part, d'acidifier le liquide avant le passage sur la résine. Vingt cm³ sont recueillis dans une fiole jaugée. Ce liquide est versé sur une colonne de 12 mm de diamètre intérieur, faite de 8 à 10 grammes de résine préalablement activée suivant la technique décrite par BOULANGER et coll. (1951), et dont on a déterminé la capacité d'échange à l'aide d'ammoniaque N (PETIT et coll., 1952).

On fait couler le liquide à raison de 5 gouttes minute pour obtenir une bonne fixation. La colonne est lavée avec 500 cm³ d'eau bidistillée. Les glucides, non retenus, sont également éliminés par ce lavage.

On effectue ensuite le déplacement des acides aminés en versant sur la colonne 500 cm³ d'NH₄OH N. Le liquide ammoniacal recueilli dans un ballon est concentré sous vide jusqu'à siccité. Le dépôt est dissous dans

quelques cm³ d'eau bidistillée afin de pouvoir le transférer dans une petite capsule. L'eau est ensuite évaporée sous vide en présence de P₂O₅.

L'extrait sec redissous par l'eau, la solution est amenée à 0,5 ou 1 cm³ dans un petit tube gradué, selon les quantités d'N aminé, et conservé dans une glacière. Ce liquide est utilisé pour la séparation des amino-acides par chromatographie sur papier.

Chromatographie des acides aminés sur papier et dosage.

La séparation chromatographique est effectuée sur papier Whatman n° 1 (lavé avec une solution aqueuse d'acide oxalique à 1 p. 100 et à l'eau), à 24°C, avec une prise d'essai variant de 5 à 50 µl suivant la teneur en azote aminé total.

Les solvants sont : phénol saturé d'eau + cupron (200 mg par litre), en atmosphère de CO₂ pour la première dimension ; butanol-acide acétique eau : 40-10-50 (PARTRIDGE, 1948), pour la deuxième dimension.

Il est important d'éliminer totalement le phénol du papier avant le passage du deuxième solvant.

La révélation des taches d' amino-acides est effectuée suivant la technique de THOMPSON et coll. (1951 *a*, *b*). Les chromatogrammes bien séchés sont imprégnés par pulvérisation de 50 cm³, pour une feuille de 48 × 56 cm, d'une solution de ninhydrine à 0,5 p. 100 dans le butanol saturé d'eau. La feuille, séchée d'abord dans un courant d'air est introduite dans une étuve étanche contenant de l'alcool éthylique, dans laquelle on chasse l'air par un courant de CO₂ afin d'éviter les oxydations parasites. La révélation a lieu à 52°C pendant 35 minutes.

Les taches obtenues sont découpées, pesées et déposées dans un tube à essai avec 5 cm³ d'alcool à 50° G. L. On agite vigoureusement pour bien extraire le dérivé coloré.

Des rondelles de papier traitées de la même façon permettent d'obtenir les témoins nécessaires aux dosages colorimétriques.

Au bout d'une heure d'extraction, le dosage colorimétrique est effectué au spectrophotomètre Coleman à 570 mµ pour les colorations obtenues avec la plupart des acides aminés, et à 450 mµ pour les colorations jaunes obtenues avec la proline, l'hydroxyproline et l'asparagine. La nature des amino-acides est connue d'après leur Rf. et d'après les colorations spécifiques qu'ils donnent avec la ninhydrine en solution à 0,5 p. 100 dans le butanol saturé d'eau et contenant 30 cm³ de collidine et 20 cm³ de lutidine par litre (DENT, 1948).

Le calcul des quantités d'acides aminés est fait par comparaison des résultats avec les courbes étalon établies après chromatographie de solutions pures d'acides aminés.

Chaque dosage est répété au moins 2 fois. Si les différences n'excèdent pas 10 ou 15 p. 100, les résultats sont considérés comme satisfaisants. Sinon, les dosages sont recommencés jusqu'à l'obtention de résultats ne s'écartant pas davantage.

Au cours de chaque série, on introduit sur les chromatogrammes un étalon alanine (5 μ l par feuille). Cet étalon permet de comparer les intensités de coloration entre les différentes chromatographies.

Précision des dosages obtenus avec les différentes méthodes utilisées.

La précision des résultats obtenus avec les différentes méthodes de dosage est très variable.

Pour l'azote protéique, l'azote soluble total, la précision est très bonne. Les différences entre les dosages faits sur un même extrait ne dépassent pas 1 p. 100.

Pour l'azote aminé, l'azote amidé total, l'azote amidé instable, l'azote ammoniacal et l'azote nitrique, les erreurs peuvent être plus importantes en raison de la spécificité imparfaite des réactions mises en jeu.

MOYSE (1950) estime que, de toute manière, les variations inférieures à ± 10 p. 100 ne sont jamais interprétables.

Pour les acides aminés libres suivants : acide aspartique, acide glutamique, alanine, acide γ aminobutyrique, sérine, glycine, dosés après séparation chromatographique, les résultats sont d'une bonne précision : ± 10 p. 100. Les résultats sont beaucoup moins satisfaisants pour les acides aminés soufrés et les acides aminés basiques.

Il ne peut être question, en raison de la complexité des manipulations et de la variabilité des échantillons, d'interpréter les variations inférieures à 50 p. 100.

Mode d'expression des résultats.

Dans les tableaux numériques, les résultats sont exprimés par rapport à un nombre déterminé d'organes, afin d'éliminer l'influence des variations de poids des organes.

Les poids de substance fraîche et les poids de substance sèche sont exprimés en grammes et les poids d'azote en milligrammes.

RECHERCHES PERSONNELLES

ÉTUDE DE LA GERMINATION

Les travaux de E. SCHULZE ⁽¹⁾ accomplis entre 1877 et 1900 et, plus tard, de PRIANISCHNIKOV, sont à la base de nos connaissances du métabolisme azoté des germinations et des plantules. Ces chercheurs, ayant observé surtout des Légumineuses, ont mis en évidence la dégradation rapide des protéines des cotylédons, la formation abondante d'amides durant la première semaine qui suit l'imbibition des graines et, ultérieurement, l'intense protéogenèse dans les plantules en croissance. Leurs résultats ont été maintes fois confirmés et leurs hypothèses n'ont subi généralement que quelques retouches qui les ont précisées.

PRIANISCHNIKOV (1900) montra que la genèse des amides est liée à la respiration. PALLADINE (1893), puis PAECH (1935) ont précisé les relations existant entre les protides et les glucides dans les diverses germinations (*Triticum sativum*, *Lupinus albus*), et montré qu'une protéogenèse active demande un équilibre entre les quantités de substances azotées et celles des glucides.

CHIBNALL (1939) et MOYSE (1951) ont résumé les grands traits du métabolisme azoté d'après les auteurs précédents, et analysé les liens existant entre la stabilité des protéines et les teneurs en glucides des tissus, d'une part, les dégradations, les synthèses, la vitesse des migrations des oses et des amino-acides entre les organes de réserve et les tissus embryonnaires, d'autre part.

On peut écrire schématiquement que :

1^o « Les protéines accumulées dans les graines subissent une hydrolyse enzymatique libérant des amino-acides, des amides et des bases azotées puriques ou pyrimidiques.

Les glucides subissent également une hydrolyse libérant des monoses. »

2^o « La vitesse de dégradation des protéines est fonction de la vitesse de migration des substances solubles de l'albumen ou des cotylédons ».

3^o Des processus secondaires d'oxydation, liés plutôt à la respiration qu'à la croissance, provoquent une décomposition des amino-acides avec formation d'amides : asparagine et glutamine. Des oxydations transforment également des bases puriques en uréides glyoxyliques. »

(1) Voir CHIBNALL A. C. (1939).

4° « Les produits de la dégradation protéique émigrent dans les organes en croissance où ils sont utilisables directement pour une régénération protéique. »

5° « La synthèse des protéines dans les organes en croissance est effectuée aux dépens des amino-acides d'origine primaire présents à la suite des migrations, et aux dépens de ceux provenant de la transformation des amides qui ont également émigré des organes d'accumulation vers les organes en croissance. »

6° « Les protéines des organes en croissance peuvent avoir une constitution tout à fait différente de celles des organes d'accumulation. » (MOYSE, 1951.)

VIRTANEN et coll. (1958, 1943) ont montré que les plantules écrasées de Pois contenaient des diastases permettant la transamination entre l'acide aspartique et l'acide pyruvique avec formation d'alanine.

KATTANEN (1948) a montré également que l'alanine était le principal amino-acide formé par transamination. La transamination peut se faire aussi bien aux dépens de l'acide glutamique que de l'acide aspartique.

COHEN (1940), ALBAUM et coll. (1943) ont établi que la transamination est à l'origine de la genèse de la plupart des amino-acides constitutifs des protéines.

VERM (1954) a séparé par chromatographie sur papier les différents acides aminés résultant de l'hydrolyse des protéines au cours de la germination de l'Orge et insiste sur l'importance des transaminations et des transamidations qui ont lieu avant la condensation des amino-acides et des amides dans les protéines néoformées de l'embryon.

Lors de la germination des graines de légumineuses, QUILICHINI (1942) a suivi la transformation des grains d'aleurones en vacuoles. La fin de l'hydrolyse y est marquée par la réunion des diverses vacuoles en une seule, la disparition des granules protéiques et la brusque augmentation du rapport $\frac{N \text{ soluble}}{N \text{ total}}$.

MEISS (1952) constate que, chez *Lupinus albus*, l'asparagine n'est toujours présente qu'en très faible quantité dans les cotylédons, alors qu'elle se forme très abondamment dans les organes axiaux des germinations. Les variations des quantités de glutamine sont beaucoup plus faibles.

L'asparagine se forme donc soit au cours de la migration des acides aminés, soit dans les organes axiaux et non immédiatement dans les cotylédons.

Dans les germinations de Blé, la respiration est trois à six fois plus intense dans les organes axiaux que dans l'albumen (MIR, 1950). Cette observation s'accorde bien avec celle de Meiss, puisque la formation d'amides est liée aux oxydations respiratoires.

Au cours de la germination, les variations des bases puriques et des uréides glyoxyliques ont également une certaine importance. DE GRAEVE (1937) dans les germinations de *Trifolium sativum*, et OPARIN et coll. (1946), à propos du Blé, indiquent que l'allantoïne atteint sa teneur maximum dans les premiers jours pour décroître ensuite.

ÉCHEVIN et coll. (1937), BRUNEL et coll. (1938), ont montré chez *Soya hispida* une accumulation d'uréides et de bases puriques parallèle à celle des amides.

Les uréides glyoxyliques prennent place à côté des amides dans les mécanismes de dégradation qui se produisent au cours des germinations et on peut les considérer comme les produits secondaires d'hydrolyse et d'oxydation des nucléoprotéines.

La choline hydrosoluble existe dans les germinations d'Orge (DUCET, 1949). La quantité de choline diminue pendant le gonflement du grain puis s'élève lors du développement rapide du germe.

Des travaux concernant plus spécialement l'influence de la température sur le métabolisme azoté ont été effectués par de nombreux chercheurs travaillant sur la printanisation des semences. DAVID et coll. (1947), DUPRÉON (1951), SÉCHET (1953) ont montré que pendant le traitement au voisinage de 0°C, on observe une légère hydrolyse des protéines avec libération de substances azotées solubles.

Ainsi que l'a montré MET (1959), les oxydations respiratoires ne sont pas négligeables lors du traitement de printanisation. Il est donc possible qu'à côté des amides directement engendrées par l'hydrolyse des protéines, il s'en forme également au cours d'oxydations secondaires.

Les expériences exposées ci-dessus ont pour but d'étudier le métabolisme azoté des germinations d'Orge, effectuées à l'abri de la lumière, à différentes températures, et d'établir la part revenant aux hydrolyses, aux oxydations respiratoires génératrices d'amides, et à la condensation des substances azotées solubles, dans les remaniements des protéines de réserve, qui aboutissent à l'élaboration des protéines des organes en croissance.

Les germinations ont été effectuées à trois températures : 6°C, 12°C, 25°C.

Les deux premières sont des températures moyennes auxquelles sont soumis les sols au cours du semis dans la pratique agricole, toutefois la deuxième est déjà élevée en comparaison de celles observées au début du mois de mars lors du semis des orges de printemps. La troisième est élevée et s'approche de l'optimum thermique au-delà duquel le pourcentage de germination diminue pour s'annuler aux environs de 40°C.

Dans tous les cas, les grains sont traités de la façon suivante :

L'asepsie est obtenue par immersion des grains dans une solution

de bichlorure de mercure à 0,2 p. 100 dans l'alcool éthylique à 70° G. L. L'immersion est faite dans un tube de verre muni d'un disque perforé pour retenir les grains. Un tuyau de caoutchouc fixé à la base du tube et serré par une pince permet de retenir ou de laisser couler le liquide. Après 5 minutes de contact, la solution est éliminée et cinq rinçages à l'eau bi-distillée stérile débarrassent les grains des traces de sublimé ⁽¹⁾.

Plusieurs boîtes de Pétri de 120 mm de diamètre sont préparées :

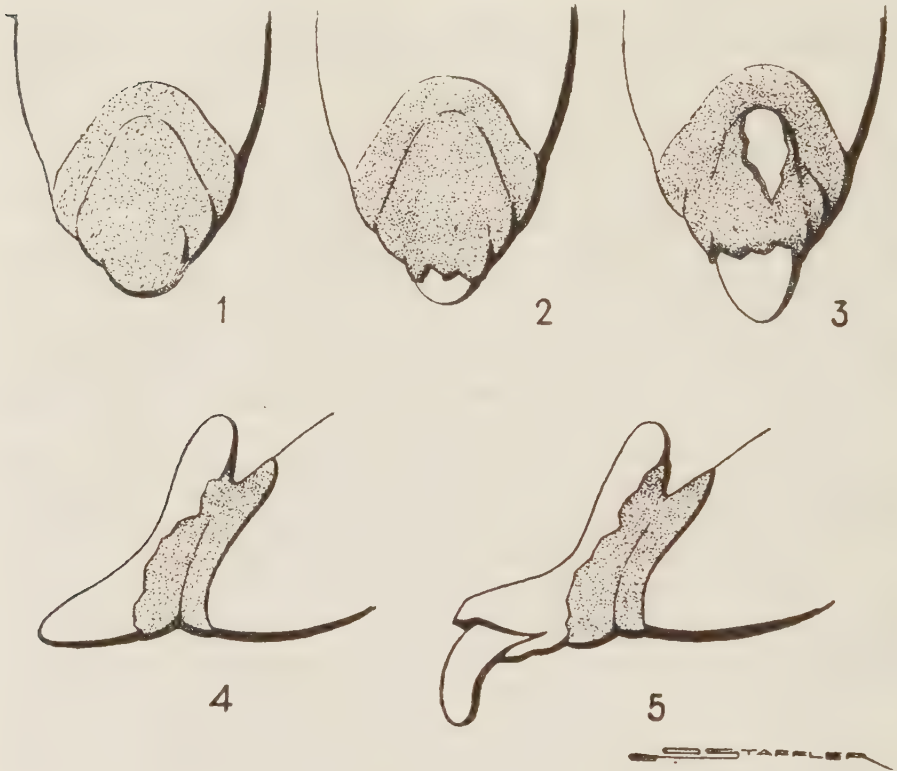


Fig. 1. — Étapes de la germination chez l'orge, d'après Dommergues.
1: gonflement du grain ; 2, 3, 4 : croissance de la coléorhize ; 5 : présence de la radicule.

leur fond est garni d'une rondelle de papier filtre préalablement débarrassée de son acidité par ébullition prolongée dans l'eau bidistillée. L'ensemble est stérilisé. Cent grains aseptisés sont déposés dans chaque boîte. Dix cm³ d'eau stérile sont alors ajoutés.

Toutes les germinations ont été effectuées à l'obscurité dans un polythermostat, armoire à plusieurs compartiments qui peuvent être réglés à des températures différentes oscillant entre - 10°C et + 30°C.

Chaque série comprend 50 boîtes au minimum, ce qui permet un

(1) Ce procédé m'a été indiqué par MOYSE.

échantillonnage correct de 200 grains prélevés au hasard lors de chaque prélèvement.

Lorsque la germination est assez avancée, les plantules sont séparées de l'albumen à l'aide d'un scalpel. La séparation est faite sur une plaque de verre. Une feuille de papier filtre tarée permet le nettoyage de cette plaque si des gouttelettes laiteuses s'écoulent du grain gonflé d'eau. Cette feuille de papier est analysée en même temps que les albumens.

Pour suivre l'évolution des germinations, il est intéressant de préciser leur état lors des prélèvements.

DOMMERGUES (1951) a défini différents stades de façon précise sur l'Orge Aurore. Il distingue : le gonflement de l'embryon (fig. 1), l'apparition de la coléorhize (fig. 2, 3, 4), l'apparition de la racicule (fig. 5). A partir de ce dernier état, il est possible d'apprécier la croissance en mesurant la longueur de la racicule ou du coléoptile.

J'ai pris ces différents stades comme repères au cours de la germination.

Expériences et résultats.

1^o Germination à 6°C.

A cette température, assez voisine de celle que subissent les germinations d'orge de printemps dont les semis se font généralement fin février ou début mars, la germination est extrêmement lente. Il faut en effet 3 jours pour que la pointe du coléoptile apparaisse sur le germe alors que quelques heures suffisent à 25°C. Au bout de 15 jours, les coléoptiles ont 1,5 cm de longueur et ne sont pas encore percés par la première feuille.

Le tableau I et la figure 2 indiquent les résultats des analyses.

VARIATIONS DU POIDS DE SUBSTANCE FRAICHE ET DU POIDS DE SUBSTANCE SÈCHE

L'absorption de l'eau par le grain est lente à cette température et progresse régulièrement pendant les 280 premières heures à partir desquelles s'établit un palier.

Le poids de la substance sèche est stable jusqu'à ce que le coléoptile ait atteint 8 mm (232 heures), puis il décroît légèrement. Les pertes de substance sèche interviennent tardivement. Elles ne sont sensibles que lorsque la teneur en eau a dépassé 100 p. 100 parties de substance sèche par suite vraisemblablement d'un accroissement de l'intensité respiratoire.

VARIATIONS DES FORMES AZOTÉES

N PROTÉIQUE

L'azote protéique (1,44 p. 100 du poids de substance sèche du grain) diminue lentement et régulièrement pendant les 280 premières heures de l'expérience. Il ne représente que, 1, 12 p. 100 du poids de substance sèche après 328 heures.

TABLEAU I

Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg), pour 100 individus.

Température 6°C.

St = stade.

C = coléoptile, longueur en mm.

	0 h.	64 h. St : 3	136 h. St. : 5	184 h. C = 2	232 h. C = 8	280 h. C = 10	328 h. C = 15
Poids de substance fraîche.....	4,41	6,37	7,50	8,57	9,41	9,53	9,61
Poids de substance sèche.....	4,08	4,07	4,08	4,07	4,01	3,78	3,73
Teneur en eau p. 100 parties substance sèche.....	8,2	56	84	110	134	152	158
N protéique.....	58,7	57,1	52,7	48,6	45,4	42,4	42,0
N total des amides.....	1,5	2,0	3,1	5,0	5,7	4,9	6,1
N de l'asparagine ⁽¹⁾	1,5	2,0	3,1	5,0	5,7	4,9	6,1
N des amino-acides.....	1,7	2,0	2,8	1,6	3,7	1,9	1,2
N du précipité phospho-tungst.....	1,5	5,3	4,1	6,3	5,8	7,9	9,7
N org. soluble.....	10,8	10,7	12,7	16,0	18,9	20,3	20,2
N org. total.....	69,5	67,8	65,4	64,6	64,3	62,7	62,2
N ammoniacal.....	1,0	1,2	1,3	1,0	0,8	0,8	1,0
N nitrique.....	1,4	1,3	1,9	2,3	2,6	3,1	2,5
N soluble total.....	13,2	13,2	16,0	19,3	22,3	24,2	23,7
N total.....	71,9	70,3	68,6	67,9	67,7	66,6	65,7
R. : $\frac{\text{N protéique}}{\text{N org. soluble}}$	5,4	5,3	4,1	3,0	2,4	2,0	2,0
R. : $\frac{\text{N protéique}}{\text{N des amino-acides}}$	33,6	28,6	19,1	30,6	12,3	23,0	35,9
R. : $\frac{\text{N des amino-acides}}{\text{N des amides}}$	1,2	1,0	0,9	0,3	0,6	0,4	0,2

⁽¹⁾ La glutamine n'existant qu'à l'état de traces, la totalité de l'N amidé peut-être attribuée à l'asparagine.

La vitesse de la protéolyse, lente pendant les premières heures, au cours du gonflement du grain, augmente ensuite rapidement jusqu'à ce que le coléoptile ait 10 mm de longueur, puis se ralentit.

Si le bilan protéique reste à peu près constant en fin d'expérience, lors de l'élongation du coléoptile et de la sortie des premières racines, il semble bien qu'il résulte alors de la compensation entre la protéolyse dans l'albumen et la protéogenèse dans les organes axiaux, ainsi que le montrent les expériences effectuées à des températures plus élevées.

N ORGANIQUE SOLUBLE

Son taux augmente régulièrement et double pendant la durée de l'expérience (0,20 p. 100 du poids de substance sèche au début, et 0,54 p. 100 à la fin).

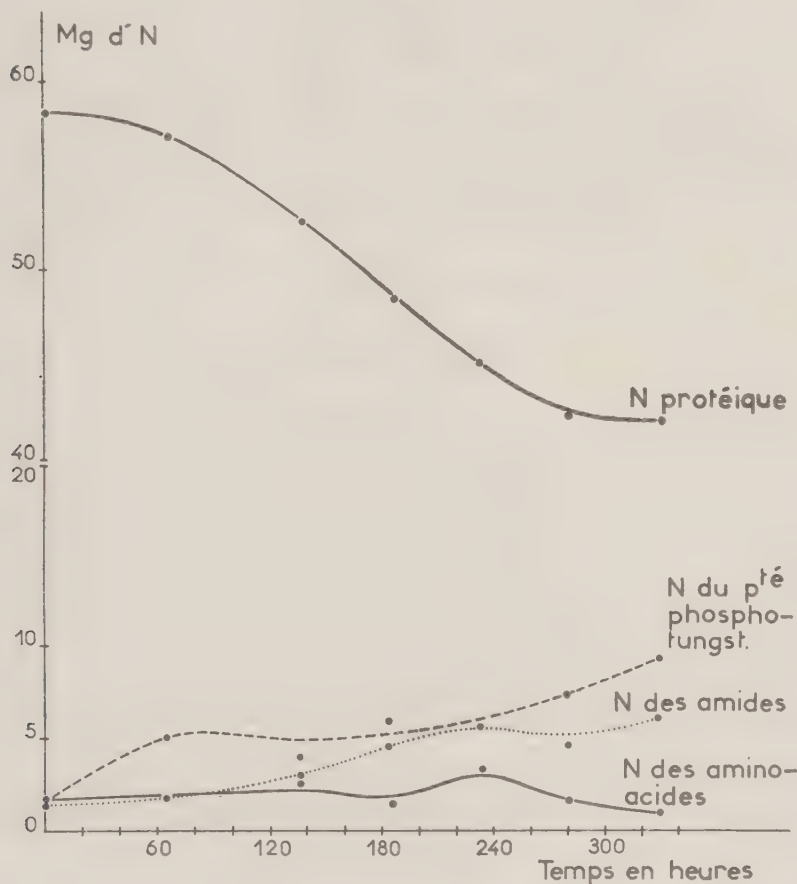


FIG. 2. — Germination du grain d'Orge à 6°C.
Variations des formes azotées exprimées en milligrammes d'N pour 100 grains.

L'examen du rapport $\frac{\text{N org. soluble}}{\text{N protéique}}$ nous renseigne, au moins au début de l'expérience, sur la vitesse de protéolyse. Il passe de 5,4 à 2,0 pendant les 280 premières heures. Ensuite, il traduit par sa constance l'équilibre entre la protéolyse et la protéogénèse dès que le coléoptile dépasse 10 mm.

N DU PRÉCIPITÉ PHOSPHOTUNGSTIQUE

Son augmentation est régulière. Il semble que les polypeptides soient libérés plus rapidement qu'ils ne sont fragmentés en peptides plus simples et en acides aminés. Il subsiste longtemps des polypeptides et des peptides de poids moléculaire faible.

N DES AMINO-ACIDES

L'azote des amino-acides est peu variable au cours de l'expérience, la protéolyse étant lente. Le maximum d'acides aminés libres est atteint au moment de l'élongation du coléoptile, entre 180 et 240 heures de germination. A ce stade, la protéogenèse dans les organes axiaux est suffisamment active pour équilibrer la protéolyse, et, de ce fait, les amino-acides se recondensent rapidement dans des combinaisons protidiques.

N DES AMIDES

La glutamine n'a pu être mise en évidence. L'N des amides correspond essentiellement à celui de l'asparagine. Une partie de l'asparagine présente provient certainement directement de l'hydrolyse des protéines, comme il est fréquent chez les Graminées. LUGG (1939) a montré qu'il existe 5 p. 100 d'N amidé dans les protéines de *Dactylis glomerata* et de *Lolium perenne*. D'après YEMM (1954), 45 p. 100 de l'N de l'hordéine sont engagés dans les molécules d'amides et d'acide glutamique.

Cependant, l'accroissement plus élevé de l'N des amides que de l'N des amino-acides indique que les oxydations interviennent d'une façon non négligeable.

Ces oxydations sont sensibles dès que le coléoptile a 2 mm de longueur et que la croissance de la plantule devient importante, celle-ci étant, comparée à l'albumen, un milieu de forte respiration.

N MINÉRAL

L'N ammoniacal, toujours en quantité très faible, peut provenir, pour une grosse partie, de l'hydrolyse de composés instables, tels que la glutamine, au cours des manipulations.

L'N réduit en présence d'alliage Dewarda, considéré habituellement comme N nitrique peut également provenir des uréides et des purines abondantes dans les graines en germination et décomposées en partie lors des analyses. Aussi n'est-il pas possible d'interpréter les faibles variations constatées.

N TOTAL

Au cours de l'expérience, en 13 jours de germination, une certaine perte d'N est constatée.

Cette perte peut provenir de la diffusion dans le milieu de culture de substances azotées minérales et organiques solubles, principalement d'ammoniaque et d'acides aminés libérés dans la protéolyse.

En résumé, à cette température l'imbibition des tissus est lente, l'hydrolyse des protéines est peu élevée et la vitesse d'oxydation des acides aminés permettant la formation d'amides est faible.

Quand le coléoptile atteint 2 mm de longueur la protéogénèse commence à se manifester de façon sensible dans la jeune plantule, le maximum de la protéolyse ayant lieu entre l'apparition de la coléorhize et celle du coléoptile.

2° Germination à 12°C.

Les résultats obtenus sont indiqués dans le tableau II. La figure 3 représente également les variations observées.

VARIATIONS DU POIDS DE SUBSTANCE FRAICHE ET DU POIDS DE SUBSTANCE SÈCHE

L'absorption d'eau par le grain en germination est très importante pendant les 24 premières heures, puis elle se ralentit et reste constante entre chaque prélèvement jusqu'à ce que le coléoptile atteigne 10 mm de longueur. Elle s'élève à nouveau avec la croissance rapide de la plantule dont les tissus néoformés contiennent une quantité d'eau très importante. La jeune plantule contient au dernier prélèvement 740 d'eau pour 100 de substance sèche.

La diminution du poids de substance sèche n'est observée qu'à partir du moment où le coléoptile atteint 15 mm. Cette diminution est très faible.

VARIATIONS DES FORMES AZOTÉES

N. PROTÉIQUE

La protéolyse est plus active qu'à 6°C. Il en résulte une diminution sensible du taux d'N protéique. De 1,25 p. 100 du poids de substance sèche au début de l'expérience, le taux d'N protéique n'est plus que de 0,85 p. 100 après 192 heures de germination.

L'examen de la figure 3 montre la décroissance régulière de l'N protéique. La pente de la courbe diminue légèrement à partir de l'apparition du coléoptile (72 heures de germination), marquant une accélération de la protéogénèse par rapport à la protéolyse.

Lors du dernier prélèvement, l'azote protéique de l'ensemble « albumen + plantule » ne représente plus que 45 p. 100 de la teneur initiale. Les protéines se partagent alors entre les organes axiaux : 17,5 p. 100 et l'albumen 82,5 p. 100.

L'hydrolyse des protéines est importante dès les 24 premières heures de germination avec une teneur en eau de 50 pour 100 parties de substance sèche, teneur faible comparée à celle nécessaire à 60°C pour obtenir l'hydrolyse d'une même quantité de protéines (80 d'eau).

A partir de 144 heures de germination, où le coléoptile atteint 15 mm, on observe des hydrolyses d'étiollement, les expériences étant pratiquées à l'obscurité pendant un temps très long. Ces hydrolyses, que l'on observe particulièrement d'après les variations des amino-acides, masquent en partie la protéogenèse dominante aux derniers stades.

N ORGANIQUE SOLUBLE

Il est représenté pour une grosse partie par les amino-acides libérés par l'hydrolyse des protéines.

Le rapport $\frac{N \text{ protéique}}{N \text{ org. soluble}}$ décroît régulièrement au cours de l'expérience. Cette régularité traduit la constance du rapport des vitesses entre la protéolyse et la protéogenèse.

N DU PRÉCIPITÉ PHOSPHOTUNGSTIQUE

Les variations en sont importantes et irrégulières. Il semble qu'il y ait dès le début de la germination, aux premiers stades de l'imbibition du grain, une hydrolyse importante des polypeptides présents dans la graine. Ensuite la protéolyse en libère et leur quantité augmente rapidement puis, dès que le coléoptile atteint 5 mm, ils disparaissent à peu près aussi rapidement qu'ils sont engendrés.

Il est possible que des bases puriques et de la choline soient présentes en quantité importante comme c'est le cas lors de la germination du Soja (ECHEVIN et coll., 1937, DUCET, 1949).

N DES AMINO-ACIDES

La protéolyse est très active dès le début. Dès la sortie de la plantule, une fraction des acides aminés disparaît au moment de l'active protéogenèse dans les organes axiaux (120 heures). A ce moment intervient un autre phénomène, car l'hydrolyse des réserves protéiques de l'albumen se poursuit régulièrement alors que la quantité d'acides aminés croît très rapidement. Les hydrolyses d'étiollement dans la jeune plantule sont responsables de ce phénomène.

TABLEAU II

Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg)
Résultats établis pour 100 graines ou plantules.

Température 12°C. St = stade C = coléoptile, longueur en mm A = albumens + enveloppes P = plantules.

Temps en heures	0 h.	24 h. St : 3	48 h. St : 5 + C = 5	72 h. C = 5	96 h. C = 8	120 h. C = 10	144 h. C = 15	168 h. C = 20	192 h. A	192 h. P : A + P
Poids de substance fraîche.....	4,45	6,09	6,87	7,63	8,45	9,16	10,39	11,82	6,13	111,86
Poids de substance sèche.....	4,07	4,05	4,04	4,03	4,03	3,92	3,92	3,87	3,16	3,84
Teneur en eau p. 100 parties substance sèche.....	9,1	50	70	90	110	134	165	205	94	210
N protéique.....	58,6	55,5	51,9	46,7	43,0	40,3	37,4	34,8	27,1	32,6
N des amides instables.....	1,3	0,3	1,6	0,3	1,3	1,3	0,6	—	0,9	2,2
N total des amides.....	2,3	2,0	6,4	4,3	6,3	5,6	7,3	7,9	4,6	7,5
N de l'asparagine.....	1,0	1,7	4,8	4,0	5,0	4,3	6,7	—	3,7	5,3
N des amino-acides.....	3,8	5,2	2,8	10,1	8,0	6,0	10,3	13,7	6,2	17,1
N du précipité phospho-tungst.....	4,9	6,8	3,3	7,6	7,2	6,6	5,4	4,9	3,3	6,6
N org. soluble.....	8,4	10,6	13,0	15,6	17,5	19,7	22,7	26,4	12,1	26,6
N org. total.....	67,0	66,1	64,9	62,3	60,5	60,1	60,1	61,2	40,0	59,3
N ammoniacal.....	1,6	2,1	2,0	2,3	1,8	2,0	2,0	2,3	1,4	2,8
N nitrique.....	1,9	2,5	3,2	3,3	3,1	3,0	2,3	2,3	1,8	2,6
N soluble total.....	11,9	15,2	18,1	21,2	24,4	24,7	27,0	31,2	16,1	32,0
N total.....	70,5	70,7	70,0	67,9	65,4	65,0	64,4	64,8	43,2	64,6
R. : $\frac{N \text{ protéique}}{N \text{ org. soluble}}$	7,0	5,3	4,0	2,8	2,4	2,0	1,6	1,3	2,1	1,2
R. : $\frac{N \text{ protéique}}{N \text{ des amino-acides}}$	15,4	10,6	18,5	4,6	5,4	6,0	2,8	2,5	4,3	1,0
R. : $\frac{N \text{ des amides}}{N \text{ des amino-acides}}$	1,7	2,6	0,4	2,3	1,3	1,1	1,7	1,7	1,3	2,3

N DES AMIDES

La présence de glutamine est décelable à cette température. Il en existe une quantité non négligeable dans la jeune plantule.

Au début de la germination, pendant la période d'imbibition rapide,

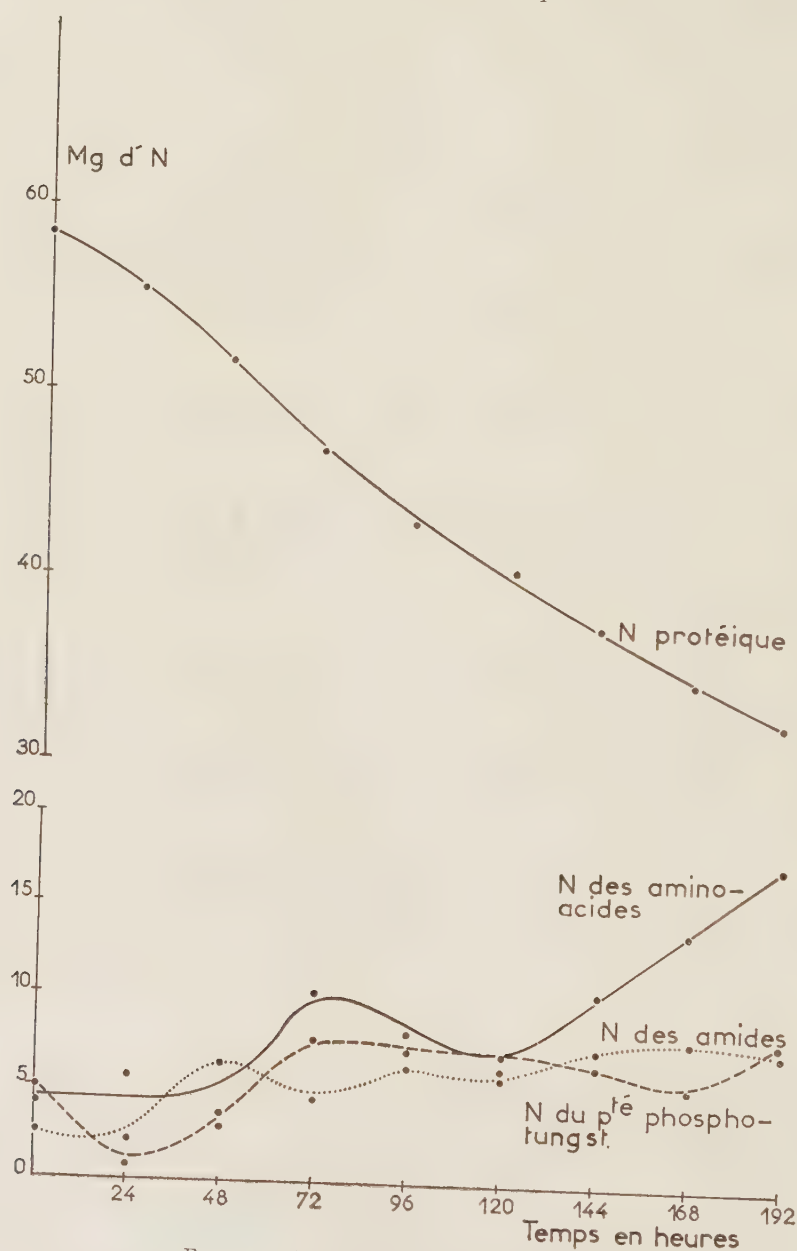


FIG. 3. — Germination du grain d'Orge à 12°C.
Variations des formes azotées exprimées en milligrammes d'N pour 100 grains.

la quantité d'amide semble diminuer légèrement, puis elle augmente rapidement pendant les 24 heures qui suivent. L'augmentation est due à l'hydrolyse des protéines et peut-être à une oxydation préalable des amino-acides alors que la respiration est très intense.

Lors de l'augmentation de l'N des amino-acides, coïncidant avec la sortie de la plantule, on constate une diminution de la quantité des amides, aussi peut-on supposer un retour à la synthèse des amino-acides à ce stade. Ensuite la valeur de l'N amidé varie très peu jusqu'à la fin de l'expérience.

N MINÉRAL

Les quantités d'N nitrique et d'N ammoniacal sont peu variables, compte tenu des réserves précédemment faites indiquant qu'une fraction dosée provient de la décomposition de substances instables au cours des analyses.

En résumé, à 12°C, la protéolyse dans l'albumen, plus rapide qu'à 6°C, est également suivie d'une protéogenèse dans les organes axiaux.

La lenteur relative des phénomènes permet bien de saisir les différentes phases de la germination :

a) hydrolyse des protéines augmentant avec la teneur en eau jusqu'au dégagement net du coléoptile, avec oxydation négligeable des amino-acides, l'augmentation des amides étant due essentiellement à leur libération des protéines ;

b) protéogenèse dominante dans les organes axiaux ;

c) protéolyses d'étiollement dans les jeunes plantules maintenues à l'obscurité en fin d'expérience.

3° Germination à 25°C.

Les résultats obtenus sont indiqués dans le tableau III et la figure 4.

Cette température est voisine de l'optimum de la vitesse de germination (cet optimum est situé entre 20 et 28°C).

VARIATIONS DU POIDS DE SUBSTANCE FRAICHE ET DU POIDS DE SUBSTANCE SÈCHE

L'absorption de l'eau est très rapide dès le début de la germination. L'augmentation élevée du poids de substance fraîche après les 6 premières heures est due à l'imbibition des grains, puis la vitesse de l'absorption

TABLEAU III

Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg)
Résultats établis pour 100 graines ou plantules.

Température 25°C.

St = stade

C = coléoptile, longueur en mm

A = albumens + enveloppes

P = plantules

Temps en heures	o h	6 h St : 2	12 h St : 4	18 h St : 5 +	24 h C = 5	48 h C = 12	72 h A	72 h C = 25 P	72 h A + P	96 h A	96 h 1 of. P	96 h A + P
Pds subst. fraîche	4,37	5,64	6,11	6,66	6,83	8,84	5,58	3,51	9,10	4,77	5,18	9,95
Pds subst. sèche	4,02	4,02	4,01	4,0	3,94	3,81	2,84	0,90	3,75	2,50	1,02	3,53
Teneur en eau p. 100 part. subst. sèche	8,8	40	52,5	66	73	132	96	288	142	90	410	184
N protéique	58,5	53,6	49,7	43,1	41,6	37,7	20,2	13,0	33,2	12,4	19,3	31,7
N des amides inst.	1,6	1,8	1,6	2,7	1,1	2,4	2,2	0	2,2	1,2	0	1,2
N total des amides	2,5	6,0	4,4	4,1	3,5	4,5	2,8	1,9	4,8	1,7	3,4	5,2
N de l'asparagine	0,9	4,2	2,8	1,4	2,4	2,1	0,6	1,9	2,6	0,5	3,4	4,0
N des amino-acides	2,9	2,1	5,4	12,4	16,3	19,2	7,4	3,0	10,4	5,3	2,8	8,1
N pte phospho. tungst.	4,2	4,3	5,3	3,3	1,8	3,2	3,4	1,2	4,6	3,2	3,6	6,8
N org. soluble	8,7	11,8	16,1	22,5	23,0	26,5	17,3	6,4	23,7	11,0	9,2	20,1
N org. total	67,2	65,4	65,8	65,6	64,6	64,2	37,5	19,4	56,9	23,4	28,5	51,9
N ammoniacal	1,6	1,1	1,3	1,4	2,1	2,4	2,1	1,7	3,8	2,0	2,0	4,0
N soluble total	11,8	16,4	20,6	26,6	28,1	32,1	22,6	12,6	35,2	15,8	18,5	34,3
N total	70,3	70,3	70,3	69,8	69,8	69,8	42,8	25,6	68,4	28,2	37,8	66,0
R. : N protéique	6,7	4,5	3,1	1,9	1,8	1,4	1,1	2,0	1,4	1,1	2,1	1,5
R. : N org. soluble												
R. : N protéique	20	25,5	9,2	3,4	2,5	2,0	2,7	4,3	3,2	2,3	6,8	3,9
R. : N ds amino. ac.												
R. : N ds amino. ac.												
R. : N ds amides	1,1	0,3	1,2	3,0	4,6	4,2	2,6	1,5	2,1	3,0	0,8	1,6

de l'eau décroît, et dès l'allongement du coléoptile, l'accroissement du poids de substance fraîche se ralentit. Ce ralentissement est imputable à la diminution de la masse de substances organiques.

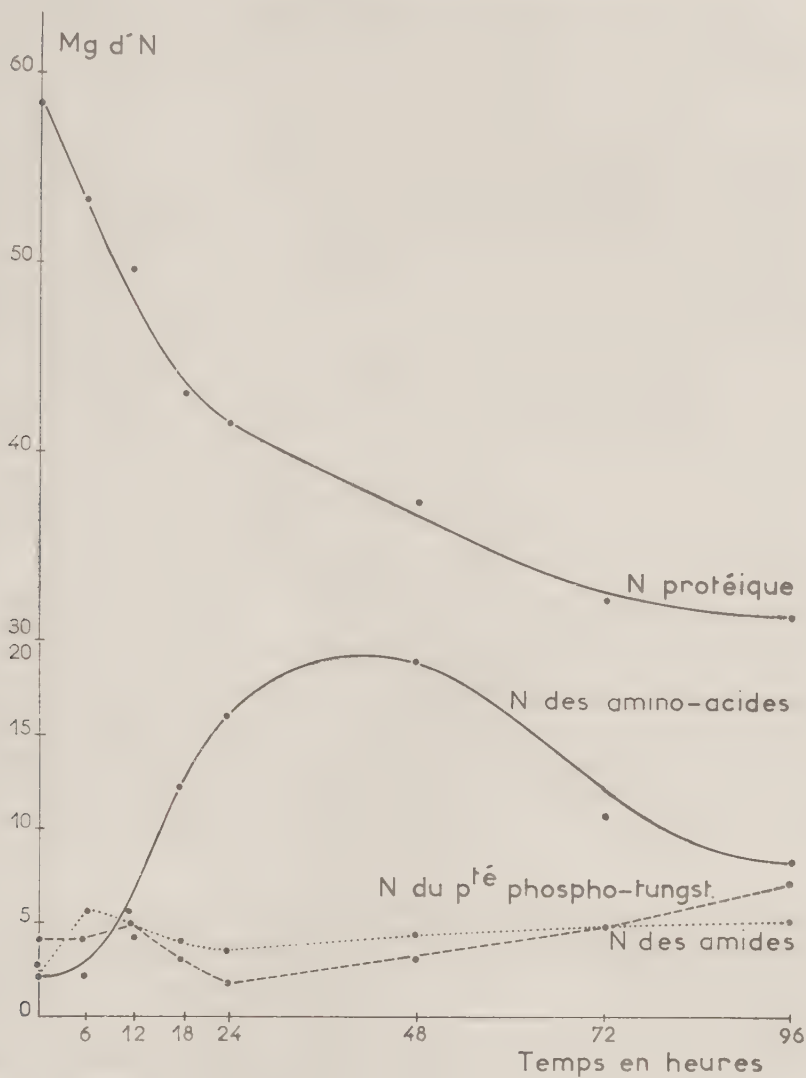


FIG. 4. — Germination du grain d'Orge à 25°C.
Variations des formes azotées exprimées en milligrammes d'N pour 100 grains.

Après 72 heures, alors que le coleoptile atteint 25 mm, le poids de substance sèche diminue rapidement alors que ses variations ont été peu élevées jusqu'alors.

VARIATIONS DES FORMES AZOTÉES

N PROTÉIQUE

La graine s'imbibe très rapidement. L'hydrolyse des protéines est rapide. Pendant les 18 premières heures, jusqu'à l'apparition du coléoptile, la valeur moyenne de la protéolyse est constante.

Après 24 heures, le coléoptile dépassant 5 mm, on observe un ralentissement de la perte d'N protéique. Il est probable alors que la protéogénèse devient très active dans les jeunes tissus en formation alors que la protéolyse dans l'albumen suit son cours à la même vitesse.

Lors des deux derniers prélèvements, les plantules et les albumens ont été analysés séparément. La protéogénèse dans les organes néoformés est si importante que la quantité d'N dosée dans les plantules est beaucoup plus élevée que dans les albumens.

Les résultats montrent que les plantules sont capables, dès l'apparition du coléoptile, d'utiliser de façon très rapide l'N soluble pour recréer de nouvelles protéines.

N ORGANIQUE SOLUBLE

Il augmente rapidement jusqu'à la sortie du coléoptile (24 heures), puis sa quantité diminue à la suite de la protéogénèse dans les organes axiaux.

Le rapport $\frac{\text{N protéique}}{\text{N org. soluble}}$ qui traduit la vitesse d'hydrolyse des protéines, diminue très rapidement jusqu'à la sortie du coléoptile, puis plus lentement lors de l'allongement de ce dernier. Il reste constant dans l'albumen alors que dans la plantule, la protéogénèse est active et commence presque immédiatement après la libération des substances azotées solubles issues de l'hydrolyse des protéines de l'albumen.

N du précipité phosphotungstique.

Les quantités de polypeptides augmentent légèrement au début de la germination, puis leur hydrolyse est active jusqu'à l'allongement du coléoptile.

Dans la plantule les quantités de substances précipitables par l'acide phosphotungstique sont très abondantes puisqu'elles peuvent représenter le quart de l'N soluble total.

N DES AMINO-ACIDES

Au cours de l'imbibition du grain, pendant les six premières heures, on observe une diminution des amino-acides libres. Ceux-ci sont oxydés en amides, puis, à partir de ce stade et jusqu'à ce que le coléoptile atteigne

5 mm de longueur (24 heures), la libération des acides aminés est régulière et très rapide (800 p. 100 du taux primitif en 18 heures). L'augmentation la plus importante est située entre 12 heures et 18 heures. Ensuite, la protéogenèse se manifeste d'une manière très visible.

Après 48 heures, la recombinaison des amino-acides est plus élevée que leur libération, leur teneur diminue rapidement surtout dans la plantule.

N TOTAL DES AMIDES

Au début de l'expérience, l'augmentation de la teneur en amides est à rapporter essentiellement à l'asparagine. Cette augmentation suit la protéolyse et l'oxydation d'une fraction des amino-acides pendant l'imbibition. Ensuite, dans l'ensemble de la plante, les quantités d'amides restent constantes.

Dans la jeune plantule, on constate une augmentation lors du dernier prélèvement, elle correspond à un début d'étiollement.

Dans ces germinations, effectuées à une température très favorable à la croissance de la plantule, on constate que l'oxydation des amino-acides est très fugace et seulement perceptible lorsque la protéolyse n'a pas atteint sa vitesse maximum et que la protéogenèse en est à ses débuts.

N MINÉRAL

L'N ammoniacal augmente légèrement et régulièrement, la plus grosse partie doit provenir de la dégradation de substances instables.

Il n'est pas possible d'interpréter les variations de l'N nitrique. D'ailleurs, les causes d'erreurs dans les estimations peuvent être importantes en raison de la réduction de substances organiques instables.

N TOTAL

Les pertes d'N sont très faibles et beaucoup moins élevées que lorsque la vitesse de germination et, par suite, celle de la protéogenèse, sont lentes.

En résumé, à 25°C, la protéolyse atteint très rapidement sa vitesse maximum dès que la graine a absorbé une quantité d'eau sensiblement égale à la moitié de son propre poids. Dans l'albumen, sa vitesse se ralentit doucement au cours du temps.

La protéogenèse est mesurable dès que la coléorhize apparaît, sa vitesse atteint alors celle de la protéolyse dans l'albumen.

L'oxydation des amino-acides est très fugace et peu intense. Elle se manifeste seulement de façon appréciable dans la jeune plantule où les oxydations sont importantes. Ce résultat confirme les observations de MEISS (1952) faites sur des germinations de *Lupinus albus*.

Conclusions.

Au cours de la germination effectuée à l'obscurité et à des températures comprises entre 0°C et 25°C, la vitesse de croissance de la plantule est fonction de deux facteurs essentiels : la température et l'humidité.

Au tout début de la germination, les mêmes stades morphologiques se retrouvent pour une teneur en eau égale de la graine, aux diverses températures. Par exemple, les graines atteignent au cours de la germination le stade 3, où la coléorhize et le coléoptile pointent, pour une teneur en eau de 50 p. 100 parties de substance sèche.

L'augmentation de la température accélère la vitesse de l'imbibition. Il en résulte que tous les processus chimiques débutent plus tôt lorsque la température s'élève ; de plus, leur vitesse s'accroît avec l'élévation du facteur thermique.

La comparaison des résultats obtenus dans le même temps aux trois températures expérimentées (tableau IV) permet d'observer qu'entre 6°C et 12°C, les variations sont peu différentes pour l'imbibition du grain et les phénomènes d'hydrolyse. Seules les oxydations respiratoires sont plus importantes.

TABLEAU IV

Quantité de substances azotées et teneur en eau après 48 heures de germination.

N en mg pour 100 grains	6°C	12°C	25°C
N protéique	57,4	51,8	37,7
N soluble total	13,2	18,1	32,1
N des amino-acides	1,9	2,8	19,1
N des amides	1,8	6,4	4,5
N du précipité phospho-tungstique	4,3	3,3	3,2
N total	70	70	69,8
Teneur en eau pour 100 parties de substance sèche	50	70	132

Les pertes en substance sèche sont d'autant plus fortes pour un même stade que la température est plus élevée par suite de l'hydrolyse plus importante des glucides et de l'accélération des oxydations respiratoires.

La vitesse de la protéolyse est très voisine pour les températures de 6°C et 12°C, ainsi que la teneur en protéines non altérées par les hydrolyses. Par contre, à 25°C, l'hydrolyse des protéines est beaucoup plus rapide et plus intense et correspond à un accroissement de l'hydratation des tissus.

Très rapidement la protéogénèse masque en partie l'intensité de la protéolyse dès que la température s'élève.

MOTHES (1933) puis, plus tard, GREGORY et coll. (1937) et VICKERY et coll. (1940), ont insisté sur le fait que la protéogenèse et la protéolyse sont des phénomènes continus dans les mêmes organes, le taux protéique mesuré correspondant au bilan entre les deux processus inverses.

La séparation dans les échantillons, de l'albumen et de la jeune plantule permet de faire la part revenant à la protéogenèse dans les organes axiaux et à la protéolyse dans l'albumen.

Dans le cas de germinations effectuées à 25°C, la vitesse d'hydrolyse définie par les valeurs du rapport $\frac{N \text{ protéique}}{N \text{ org. soluble}}$ reste très rapidement constante dans l'albumen alors que celle de la protéogenèse s'accélère dans les organes axiaux.

Bien que les oxydations respiratoires augmentent avec la température, leur intensité est de peu d'importance dans les grains d'Orge.

La glutamine est toujours en quantité très faible et l'asparagine présente est beaucoup plus liée aux phénomènes d'hydrolyse qui en libèrent des quantités assez importantes à partir des protéines, qu'aux phénomènes respiratoires générateurs d'amides par oxydation des protides solubles.

Les valeurs du rapport $\frac{N \text{ des amino-acides}}{N \text{ des amides}}$ obtenues à 25°C confirment les observations de MET (1950) qui montre que, pour une germination de Blé effectuée à 18°C, l'intensité respiratoire est beaucoup plus intense pour la plantule que pour l'albumen.

Aux basses températures de germination, l'influence des oxydations des protides solubles peut être considérée comme négligeable dans les variations du métabolisme azoté.

L'observation des résultats obtenus montre que certaines formes azotées solubles n'ont pas été dosées dans les germinations, bien que leur présence ne soit pas négligeable. L'augmentation, au cours du temps, des quantités de l'azote précipité par le réactif phosphotungstique est importante et peut être imputée à des corps tels que les polypeptides, la choline, les uréides glyoxyliques, etc.

ÉTUDE DE LA CROISSANCE

PÉRIODES DE CROISSANCE

Après la germination, il est possible de caractériser pour l'Orge les périodes de croissance végétative suivantes. Elles sont à rapprocher de celles définies pour le Blé par JONARD (1951).

A. — Période végétative.

A la première feuille sortie du coléoptile (milieu mars) succède rapidement un petit bouquet de quelques feuilles entourant le chaume ou talle principale qui atteint alors 3 à 4 cm de longueur.

Dans les conditions naturelles, la croissance des organes aériens se ralentit ensuite, limitée par la température assez basse. Les bourgeons du plateau de tallage restent en sommeil. Le système racinaire, au contraire, se développe considérablement et les racines secondaires apparaissent en grand nombre.

A la fin de mars, la température moyenne est plus élevée, les organes accélèrent leur croissance et les talles secondaires, au nombre de 4 ou 5, se forment rapidement. A ce moment de la vie de la plante, le grain est vidé de ses réserves, et on ne retrouve plus que ses enveloppes.

Si l'on pratique une coupe longitudinale selon la talle principale, on peut y distinguer en partant de la base :

a) le plateau de tallage où se forment les bourgeons donnant des racines et des chaumes secondaires ;

b) un empilement de nœuds et d'entre-nœuds très rapprochés. Ces derniers, par leur allongement, permettront la croissance du chaume principal,

c) l'ébauche de l'épi déjà reconnaissable.

La plante reste à ce stade herbacé jusqu'au début de mai où débute la montaison.

B. — Période de reproduction.

a) *Phase de la montaison.*

Au début du mois de mai, les conditions climatiques étant favorables, les entre-nœuds du chaume principal s'allongent rapidement. A chacun correspond une feuille pourvue d'une grande gaine. Les trois premières feuilles à partir de la base du chaume atteignent en une huitaine de jours leur taille maximum (longueur du limbe : 20 à 25 cm suivant les feuilles). Celles situées au-dessus croissent plus tardivement, par ailleurs, leur limbe est plus court.

La montée s'effectue avec un peu de retard dans les talles secondaires, mais leur allongement est plus rapide et elles se trouvent au même stade morphologique que les talles principales, à la sortie de l'épi.

Un mois environ après le début de la montaison, l'épi émerge au-dessus de la gaine de la dernière feuille, les barbes apparaissent.

b) *Phase de la sortie de l'épi et floraison.*

En juin, l'épi se dégage en quelques jours, les fleurs atteignent leur maturité et la fécondation a lieu. Elle est généralement terminée quand

l'épillet inférieur est dégagé. On voit alors les étamines, dont les sacs polliniques sont vides, en dehors des enveloppes du grain. Le stade de l'anthèse dans lequel le pollen excédentaire sort de ses sacs polliniques, se situe à la sortie de l'épillet inférieur.

c) *Période de maturation.*

Les feuilles de la base jaunissent rapidement dès la fin juin. L'épi augmente de poids dans des proportions importantes, les réserves se constituent dans le grain après condensation des substances solubles venant des organes végétatifs. L'épi se courbe, jaunit, l'intérieur du grain est laiteux, puis il durcit. Le chaume devient complètement sec. Dans l'albumen la transformation des glucides en amidon est terminée, ainsi que la condensation des protides solubles, amino-acides et amides, dans le germe et les réserves du grain.

EXAMEN DES VARIATIONS DES SUBSTANCES AZOTÉES AU COURS DES DIFFÉRENTES PÉRIODES DE LA CROISSANCE

A. — Période végétative.

Expérience I.

Une première expérience a permis d'étudier les modalités de la répartition des différentes formes azotées entre les racines et les jeunes talles après la germination.

Le mode opératoire a été le suivant : des grains ont été semés en terrine sur du sable de rivière très fin, débarrassé du carbonate de calcium par lavage avec une solution d'HCl au 1/2, puis avec de l'eau, jusqu'à élimination des chlorures. Au fond des terrines était placée une couche de 1,5 cm de terre argileuse, contenant 1,2 p. 1 000 d'N total, et de pH 6,2.

Le semis a été effectué le 7 avril 1955. Les terrines étaient placées dans une serre à la température moyenne de 15°C.

Le premier prélèvement a eu lieu le 15 avril. Les jeunes plantes soulevées avec soin ont été lavées à l'eau distillée pour éliminer les grains de sable adhérents aux racines.

Les plantes humides ont été débarrassées de l'eau superficielle restant, par serrage, entre deux feuilles de papier filtre, puis les racines ont été séparées des talles. Talles et racines ont été pesées.

Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau V et les courbes correspondantes sont représentées dans la figure 5.

Ces résultats se classent en deux catégories : la première correspond

à une période durant laquelle les organes nouveaux se développent essentiellement aux dépens des réserves protéiques de l'albumen, les jeunes racines se trouvant dans un milieu dépourvu d'N (2 premiers prélèvements : 15 et 18 avril). Il a été constaté que la diffusion dans le sable des substances azotées du limon (nitrates et substances organiques) était négligeable.

TABLEAU V

Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg) pour 100 organes : Racines ou Talles.

L = longueur. H = hauteur. (en cm).

	15/4/55 Racines (L = 3)	15/4/55 Talles (H = 5)	18/4/55 Racines (L = 4)	18/4/55 Talles (H = 7)	21/4/55 Racines (L = 8)	21/4/55 Talles (H = 8)	23/4/55 Racines (L = 12)	23/4/55 Talles (H = 10)
Poids de substance fraîche	3,40	12,5	6,4	16,3	7,55	18,15	12,6	22,2
Poids de substance sèche	0,59	2,7	0,70	2,2	0,8	2,25	1,05	2,25
Teneur en eau p. 100 parties substance sèche	475	355	815	640	870	710	1 100	885
N protéique.....	7,8	35,5	8,3	33,1	9,0	38,7	13,5	50,5
N des amides instables	0	1,2	0	0	0	0	0,1	2,6
N total des amides	1,3	4,9	1,4	3,3	1,1	6,1	3,8	7,3
N de l'asparagine.....	1,3	3,7	1,4	3,3	1,1	6,1	3,7	4,7
N des amino-acides	1,2	2,6	1,3	4,4	1,8	5,0	2,7	5,0
N du précipité phosphotungstique	1,1	1,5	0	0	0	5,1	0	1,8
N organique soluble	3,7	17,7	2,7	14,1	2,8	16,3	6,7	16,7
N organique total	11,5	53,2	11,0	47,2	11,8	55,0	20,2	67,2
N ammoniacal	0,8	1,2	1,2	2,0	1,1	1,4	1,6	1,7
N nitrique	2,6	3,4	3,1	10,3	5,3	10,1	13,2	8,8
N soluble total.....	7,1	22,3	7,0	26,4	9,2	27,8	20,5	27,2
N total.....	14,9	57,8	15,3	59,5	18,2	66,5	34,0	77,7
: N protéique R + T	43,3		41,4		47,7		64,0	
: N total R + T	72,7		74,8		84,7		111,7	

La deuxième catégorie de résultats (prélèvement des 21 et 23 avril) concerne des plantes dont les jeunes racines ont atteint la couche de limon. Les plantules absorbent alors une quantité importante d'azote.

Dans les racines, le poids de la substance sèche augmente régulièrement jusqu'à la fin de l'expérience où il est doublé. La teneur en eau est très variable. Elle subit une augmentation considérable pendant la durée de l'expérience à la fin de laquelle elle est deux fois et demie plus élevée qu'au début.

L'N protéique augmente faiblement jusqu'au troisième prélèvement. Ensuite, cette augmentation est nettement plus importante, elle accompagne l'élongation des racines.

Les quantités d'azote organique soluble sont faibles et augmentent peu.

Les faibles quantités d'azote minéral présent varient peu lors des premiers prélèvements ; ensuite, ces quantités croissent rapidement dès qu'intervient l'alimentation nitrique externe. L'N nitrique en représente la plus grosse partie, sa teneur augmente en une semaine de 0,4 à 1,2 p. 100 de substance sèche.

La quantité d'azote total augmente brusquement au quatrième prélèvement, alors qu'elle était assez constante avant.

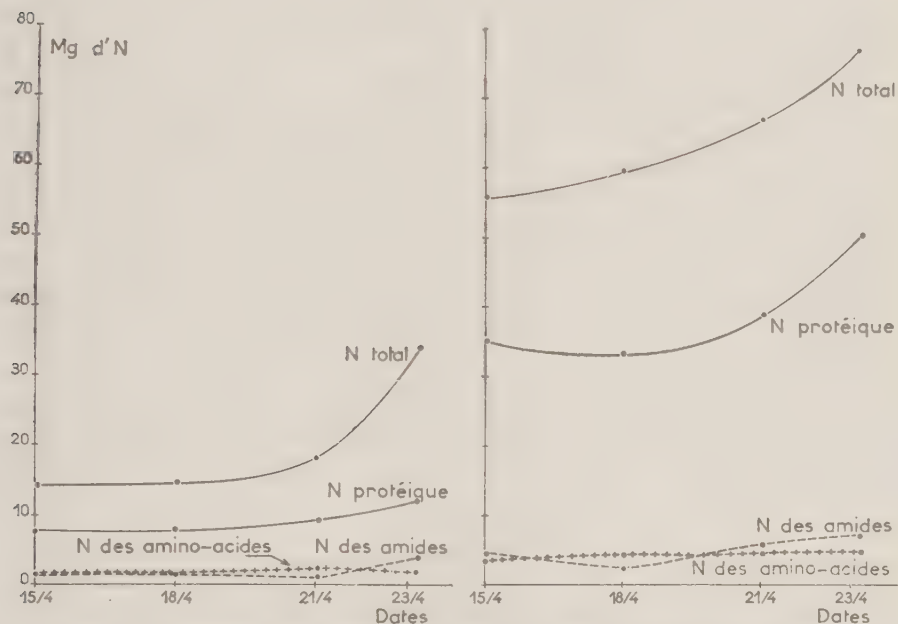


FIG. 5. — Variations des formes azotées dans les racines et les jeunes talles d'Orge. En milligrammes d'N pour 100 individus. Racines : figure de gauche. Talles : figure de droite.

Dans les jeunes talles, le poids de la substance sèche varie peu alors que la teneur en eau augmente de plus du double.

On peut y observer des variations parallèles, quoique de moins grande amplitude, pour les formes azotées. Ces variations dépendent alors de deux facteurs :

1^o La protéogenèse à partir des substances solubilisées après hydrolyse des réserves protéiques du grain pendant les premiers temps de la végétation de la jeune talle.

2^o Alimentation minérale azotée ensuite, avec migration des substances azotées solubles dans la jeune talle et, après réduction de l'ion NO_3^- , introduction de l'N réduit dans des substances organiques dont les chaînes carbonées proviennent des glucides photosynthétisés.

On constate que les quantités d'ammoniaque sont assez constantes au cours de l'expérience alors que celles des amides et des amino-acides libres augmentent.

Dans les jeunes talles et dans les racines, on observe un changement inverse des valeurs du rapport des quantités $\frac{\text{N organique total}}{\text{N minéral}}$.

Dans les racines, il tend à diminuer alors qu'il s'élève dans les talles après une diminution très importante au début. Ceci est dû, pour la talle, à deux phénomènes caractéristiques du métabolisme azoté chez les plantes jeunes : d'abord, transformation des dernières substances organiques des réserves de la graine et ensuite intégration de l'azote minéral dans les nouvelles protéines.

Il faut apporter les distinctions suivantes concernant cette intégration : dans les organes souterrains, l'absorption des nitrates est plus rapide que leur réduction ; dans les organes aériens, la réduction l'emporte en intensité. Dans les conditions de l'expérience effectuée en serre ombragée, la différence de température entre l'air et le sol est négligeable et ne favorise pas la formation de protéines dans les jeunes talles.

Pour ces jeunes talles, les oxydations des protides solubles interviennent assez faiblement, contrairement à ce que l'on observe dans les germinations.

Dans l'expérience présente, « l'hétérotrophie » de la jeune plante cesse alors que les racines puisent une alimentation nitrique dans le milieu ; « l'autotrophie » est alors complète.

Expérience II.

Dans le but d'étudier la répartition des différentes substances azotées qui sont élaborées au cours du développement ultérieur des plantules les expériences suivantes ont été réalisées. Elles concernent des plantes ayant deux à trois feuilles développées et 20 à 25 cm de hauteur.

En plus de l'intérêt physiologique, ces expériences présentent une utilité agronomique, ces jeunes plantes étant susceptibles d'être utilisées dans certaines régions de France pour l'alimentation au champ du bétail.

Ces recherches groupées sous le nom d'Expérience II concernent trois lots : l'un ne recevait pas d'apport supplémentaire d'azote, le deuxième recevait un apport azoté nitrique sous forme de NO_3K , le troisième un apport ammoniacal sous forme de $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$.

a) Lot cultivé sans apport d'azote minéral.

Des grains d'Orge ont été semés à raison de 12 par pot, le 1^{er} mai, dans un sol de limon mélangé à part égale avec du sable de rivière lavé

par HCl au 1/2, puis par l'eau. Le sable diminuait la compacité du milieu. Le pH était de 6,2.

Les plantes ont été cultivées en serre à la température moyenne de 16°C et arrosées deux fois par jour avec de l'eau distillée.

Les prélèvements ont été effectués dans la période de végétation comprise entre quinze jours et un mois et ne concernent que les parties aériennes prises dans leur ensemble.

Les résultats obtenus sont indiqués dans le tableau VI.

TABLEAU VI

Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg) dans la jeune talle d'Orge (Résultats calculés pour 10 talles). H = Hauteur en centimètres.

	20/5 H=10	24/5 H=15	28/5 H=18	1/6 H=20
Poids de substance fraîche.....	7,30	9,50	12,0	13,35
Poids de substance sèche.....	0,96	1,40	1,90	2,10
Teneur en eau p ^r 100 parties de substance sèche.	660	580	530	535
N protéique.....	21,1	29,7	33,8	61,6
N des amides instables.....	0,2	1,0	0	0
N total des amides.....	0,8	2,60	0,9	1,7
N de l'asparagine.....	0,6	1,60	0,9	1,7
N des amino-acides.....	8,2	4,6	4,3	10,1
N du précipité phospho-tungstique.....	0,7	3,2	3,3	0
N org. soluble.....	11,9	11,7	15,1	12,3
N org. total.....	33,1	41,4	48,9	73,9
N ammoniacal.....	0,9	0,8	2,4	2,1
N nitrique.....	1,2	3,4	3,8	6,6
N soluble total.....	14,1	15,9	21,3	21,0
N total.....	35,2	45,6	55,1	82,6
Rapport : $\frac{\text{N protéique}}{\text{Norganique soluble}}$	1,75	2,5	2,25	4

Résultats.

Pendant la période considérée, la croissance est très active, les parties aériennes doublent de hauteur (10 à 20 cm pendant les 12 jours de l'expérience).

VARIATIONS DU POIDS DE SUBSTANCE SÈCHE ET DE LA TENEUR EN EAU

Le poids de la substance sèche double, la teneur en eau diminue jusqu'au troisième prélèvement et reste stationnaire à la fin.

VARIATIONS DES FORMES AZOTÉES

N PROTÉIQUE

Si les quantités d'N protéique augmentent d'un prélèvement à l'autre, cette augmentation n'est pas régulière. Le taux d'azote protéique passe de 2,20 p. 100 du poids de la substance sèche, lors du premier prélèvement, à 2,30 p. 100 lors du troisième prélèvement après 8 jours, et à 3 p. 100 après 12 jours de végétation.

Il y a donc à cette période une protéogenèse particulièrement active, puisque les quantités trouvées triplent en 12 jours. Des $\frac{2}{3}$ de l'N total au début, l'N protéique passe au $\frac{3}{4}$.

N ORGANIQUE SOLUBLE

L'azote organique soluble est représenté en majeure partie par des amino-acides et des polypeptides. Les quantités sont peu variables, il en résulte que son taux par rapport à la masse de substance sèche diminue de 1,24 p. 100 à 0,58 p. 100 au dernier prélèvement.

La synthèse des composés organiques solubles est rapidement suivie de leur condensation de sorte que le rapport $\frac{\text{N org. soluble}}{\text{N protéique}}$ qui traduit la vitesse de la protéogenèse augmente. Il passe de 1,75 à 4 en 12 jours.

N DES AMIDES

Cet azote est engagé en majeure partie dans la molécule d'asparagine. Les quantités présentes sont faibles.

N DES AMINO-ACIDES

Représentant 70 p. 100 de l'azote organique soluble au début, il varie assez irrégulièrement et, s'il augmente lors du dernier prélèvement, cette augmentation est beaucoup moins importante que celle de l'N protéique.

La vitesse de condensation des amino-acides dans les protéines est si grande entre le premier et le quatrième prélèvement que la synthèse des amino-acides ne fait que maintenir leur quantité constante, alors que l'N organique a plus que doublé.

N DU PRÉCIPITÉ PHOSPHOTUNGSTIQUE

Il est presque inexistant au début de l'expérience, augmente de façon importante pendant que les acides aminés diminuent, puis disparaît au dernier prélèvement, quand l'augmentation de l'azote protéique

est très forte. Cette disparition traduit la prédominance de la formation des protéines lors du dernier prélèvement.

N MINÉRAL

L'N nitrique augmente de façon importante et plus rapidement que l'N ammoniacal dans les parties aériennes de la jeune plante au fur et à mesure de la croissance. Il représente l'excédent de l'azote absorbé par rapport à l'azote assimilé dans les organes verts.

N TOTAL

L'accumulation d'azote dans la jeune plante est importante. En douze jours, la quantité d'azote total est passée de 3,65 p. 100 du poids de substance sèche à 3,95.

En résumé, dans cette phase de la vie de la jeune plante, phase qui se situe encore au début de la période pendant laquelle seule l'alimentation minérale est la source de l'azote organique, les amino-acides néoformés se condensent très rapidement en protéines.

Le phénomène essentiel est la protéogenèse dominante avec une accélération de la vitesse de condensation des amino-acides synthétisés. Il en résulte une élévation particulièrement rapide de la teneur des organes en protéines. Cette teneur sera maximum alors que la synthèse des glucides n'est pas encore prédominante, comme elle le sera dans des stades ultérieurs.

b) Lots cultivés avec apport d'azote minéral.

Des plantes cultivées suivant la technique décrite au début de l'expérience étaient divisées en deux parties :

— le lot A recevait une dose d'azote nitrique sous forme de 1,3 g de NO_3K par pot, dose correspondant à 100 kg d'N à l'hectare.

— le lot B recevait une dose d'azote ammoniacal sous forme de 0,85 g de $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$ dose représentant également 100 kg d'N à l'hectare.

Les deux sels azotés étaient versés à la surface des pots, après dissolution dans l'eau distillée, le 20 mai.

Les prélèvements ont été effectués tous les quatre jours. La mesure du pH des sols à la fin de l'expérience n'a pas montré de variations : il était toujours de 6,2.

Les résultats des analyses sont indiqués dans le tableau VII.

Dans la discussion des résultats, les plantes appelées témoins sont celles qui ont été étudiées dans l'expérience précédente, sans apport azoté supplémentaire. L'expérience étant de courte durée et le sol utilisé suffisamment pourvu en K et en S pour assurer les besoins de la jeune

plante, l'action de ces deux éléments sur les variations du métabolisme azoté peut être considérée comme négligeable.

TABLEAU VII

Apports d'N NO_3K ou $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$ à de jeunes talles d'Orge.
*Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g)
 et des formes azotées (en mg.). Résultats calculés pour 10 talles.*
 h = hauteur en centimètres.

	24/5/54 h = 10		28/5/54 h = 20		1/6/54 h = 25	
	NH_4^+	NO_3^-	NH_4^+	NO_3^-	NH_4^+	NO_3^-
Poids de substance fraîche	8,90	8,15	11,9	12,25	16,80	15,55
Poids de substance sèche	1,30	1,27	1,93	1,96	3,0	2,80
Teneur en eau p. 100 parties substance sèche	580	540	515	475	460	455
N protéique	33,0	30,8	54,0	51,4	85,8	68,6
N des amides instables ..	1,0	0,7	0,	0,8	0	0,8
N des amides totales	3,3	3,3	3,2	4,9	7,6	5,8
N de l'asparagine	2,3	2,6	3,2	4,1	7,6	5,0
N des amino-acides	7,0	6,8	9,6	10,2	11,9	11,3
N du p ^{te} phospho-tungst.	3,3	4,1	7,7	3,3	1,0	9,3
N organique soluble	14,6	13,8	22,0	21,6	28,2	27,2
N organique total	47,6	44,6	76,0	73,0	114,0	95,8
N ammoniacal	1,6	1,2	2,6	1,1	2,4	1,5
N nitrique	3,6	5,9	9,1	11,9	13,4	16,5
N soluble total	19,8	20,9	33,7	34,6	44	45,2
N total	52,8	51,7	87,7	86,0	129,8	113,8
Rapport : $\frac{\text{N protéique}}{\text{N org. soluble}}$	2,3	2,2	2,5	2,5	2,2	2,5

Résultats.

VARIATIONS DU POIDS DE LA SUBSTANCE SÈCHE ET DE LA TENEUR EN EAU

Les plantes ayant reçu une fumure azotée sont plus grandes lors des deux derniers prélèvements que les plantes témoins, et le poids frais est rapidement plus élevé après une croissance cependant plus lente au premier prélèvement qui succède à l'apport d'azote.

De même, le poids de la substance sèche, après un certain retard, est rapidement plus élevé et atteint des valeurs comparables pour les deux types de plantes.

La teneur en eau est toujours plus faible pour les plantes alimentées avec de l'azote nitrique. Ceci correspond aux observations de PIRSCHLE (1929). La décroissance de la teneur en eau est régulière dans le temps.

VARIATIONS DES FORMES AZOTÉES

N TOTAL

L'augmentation de l'azote total est beaucoup plus rapide chez les plantes recevant l'apport d'azote que chez les plantes témoins ; elle est plus importante aussi après l'apport d'N NH_4 qu'après l'apport d'N NO_3 .

Cette augmentation touche également l'N protéique et l'N soluble qui est deux fois plus important au dernier prélèvement que chez les témoins.

N MINÉRAL

Une partie de l'azote fourni par l'apport minéral se trouve subsister tel quel dans les plantes. Aussi les quantités d'N nitrique sont plus élevées dans le lot des plantes qui ont reçu NO_3K . Pour le lot qui a reçu $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$, les quantités d'N nitrique sont tout de même importantes, ce qui traduit une nitrification active dans le sol avant l'absorption de l'engrais azoté.

En ce qui concerne l'N ammoniacal, les quantités sont identiques pour le lot qui a reçu des nitrates et le lot témoin. Elles sont un peu plus élevées, mais à peine, pour le lot qui a reçu $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$.

Si dans les deux cas les nitrates s'accumulent dans les tissus, il n'en est pas de même des sels d'ammonium qui sont immédiatement métabolisés.

N ORGANIQUE SOLUBLE

Il est considérablement augmenté à la suite de l'apport d'N minéral, et d'une quantité à peu près égale quelle que soit la forme d'engrais apportée.

Au dernier prélèvement, les quantités dosées sont plus du double de celles des témoins. Cette augmentation affecte à la fois les amino-acides, pour la majeure partie, les amides stables et instables et les polypeptides.

N DES AMINO-ACIDES

L'augmentation de la quantité d'azote des amino-acides est du même ordre pour les plantes ayant reçu NH_3 et celles ayant reçu NO_3 . Alors que la différence est très sensible entre les lots de plantes avec apport d'azote et le lot témoin jusqu'au troisième prélèvement, cette différence diminue beaucoup au dernier prélèvement où elle n'est plus que de 12 p. 100 en moyenne.

N DES AMIDES

Les quantités d'amides augmentent régulièrement dans le temps après un apport d'azote. Les quantités d'azote de l'asparagine sont rapi-

dement doublées. Au dernier prélèvement, l'apport d'azote ammoniacal favorise l'augmentation de l'asparagine dont la quantité est plus élevée qu'après l'apport d'azote nitrique. La glutamine, présente en faibles quantités, disparaît rapidement dans les plantes ayant reçu un apport NH_4 . La quantité présente est très faible dans les plantes ayant reçu un apport de NO_3^- .

N DU PRÉCIPITÉ PHOSPHOTUNGSTIQUE

Les quantités dosées, que l'on peut attribuer pour une grosse partie à l'N polypeptidique, sont importantes. Chez les plantes témoins, après un maximum au 2^e et au 3^e prélèvement, la disparition est totale au 4^e. Par contre, les quantités augmentent régulièrement chez les plantes recevant un apport de NO_3^- pour lesquelles la valeur trouvée au dernier prélèvement est sensiblement du même ordre que celle de l'N des aminoacides.

Chez les plantes qui ont reçu un apport de NH_4 , après un maximum au 3^e prélèvement, on observe une diminution de 87 p. 100 au dernier prélèvement.

N PROTÉIQUE

L'influence de l'apport azoté supplémentaire se fait sentir très rapidement. Les quantités d'azote protéique sont plus élevées que dans les témoins. Le fait est plus sensible après l'apport d'azote ammoniacal qu'après l'apport d'azote nitrique. Cette augmentation s'accroît au cours du temps. Lors du prélèvement situé douze jours après l'apport d'azote, les plantes ayant reçu de l'azote ammoniacal possèdent 20 p. 100 d'azote protéique de plus que celles qui ont reçu de l'azote nitrique et 28 p. 100 de plus que les témoins.

L'examen du rapport $\frac{\text{N protéique}}{\text{N org. soluble}}$ montre que la condensation protéique est plus rapide après apport ammoniacal qu'après apport nitrique.

Ce fait montre que l'ammoniaque est en majeure partie assimilée par les racines et, après neutralisation par les chaînes carbonées organiques, intégrée dans le cycle de la synthèse protéique.

En résumé, chez de jeunes talles d'Orge de 10 à 20 cm de hauteur, auxquelles on offre une alimentation azotée nitrique ou ammoniacale importante, on observe les faits suivants :

— une augmentation du poids de substance fraîche et du poids de substance sèche plus importante que chez les plantes témoins. Cependant, la teneur en eau y est plus faible que chez les plantes ne recevant pas d'azote ;

— une élévation des quantités d'azote organique avec incorpora-

tion plus rapide de l'azote ammoniacal, à ce stade de développement, dans des composés organiques solubles ;

— la formation des protéines est aussi plus importante que dans les témoins, surtout après apport d'azote ammoniacal. Cependant, l'augmentation du taux protéique suit avec un certain retard l'augmentation des amino-acides après un apport ammoniacal. L'ensemble de ces résultats confirme les observations faites par PRIANISCHNIKOV (1924) sur le Maïs, PETRIE et coll. (1938), WALKLEY et coll. (1941) sur l'Orge du Cap.

Les teneurs en amides, glutamine et asparagine, sont modifiées par l'apport des deux formes azotées. L'Orge est une plante qui accumule des amides, même dans ses parties vertes, après neutralisation de l'ammoniaque absorbée.

Les résultats obtenus montrent que l'asparagine est assez abondante dans les organes verts. Cette genèse d'asparagine est à mettre en relation avec la rapidité des oxydations au cours de la croissance dans les organes jeunes.

L'azote nitrique s'accumule en partie dans les feuilles et les chaumes où il se réduit plus lentement qu'il n'est absorbé. Il représente une réserve nutritive importante temporaire d'azote.

B. — Période de reproduction.

Montaison et sortie de l'épi.

L'étude qui suit, relative aux limbes foliaires, a trait à une période de végétation beaucoup plus longue que les précédentes. Elle s'étend du début de la montaison à la maturité de l'épi, soit de la fin avril à la fin juillet.

Elle est caractérisée par la croissance des talles, le développement de six feuilles sur chaque chaume et le dégagement de l'épi de la gaine de la dernière feuille.

Le semis a été effectué le 8 mars 1954, en plein air, dans une terre de jardin, en lignes espacées de cinquante centimètres, les graines étant semées à vingt centimètres les unes des autres sur le rang.

Après 43 jours de végétation (20 avril), les plantes atteignent douze à quinze centimètres de hauteur. Au premier prélèvement, 52 jours après le semis (29 avril), elles possèdent trois feuilles, dont les deux premières entièrement développées.

Après 80 jours (1^{er} juin), les barbes de l'épi sont visibles au sommet du chaume qui porte six feuilles ayant atteint leur taille maximum. La feuille de la base est alors déjà partiellement desséchée.

A partir du 29 juin, les feuilles sont toutes plus ou moins desséchées ; à ce moment, seul l'épi a été prélevé.

En 1954, le printemps et le début de l'été furent secs et chauds, sans

variations climatiques importantes, ce qui a facilité les expériences et leur interprétation.

Dès que les plantes atteignent une taille suffisante, les individus très différents de la moyenne par leur taille et le volume des touffes (soit 25 p. 100 des plantes en place), sont arrachés quelques jours avant le premier prélèvement.

Les prélèvements sont effectués de la façon suivante :

Les feuilles de même numéro d'ordre d'apparition sont cueillies à la même heure de la journée (14 heures) ⁽¹⁾. Elles sont choisies au hasard dans la culture et groupées par lots homogènes.

Chaque lot comprend 120 à 130 limbes coupés au ras de la gaine. Les limbes qui ne dépassent pas la moyenne de longueur indiquée de ± 10 p. 100 sont seuls conservés. Ils sont environ une centaine. Il en est prélevé au hasard 15 à 40 suivant leur taille pour la fixation et les dosages, de manière que le poids de substance sèche soit toujours du même ordre de grandeur.

Les limbes plus longs et plus courts sont ainsi éliminés, les plus longs ne représentant que 2 à 3 p. 100 des lots, les plus courts par contre, 20 p. 100 en moyenne, correspondent à des organes ayant subi des traumatismes en cours de végétation.

La variabilité observée pour le poids de substance fraîche et le poids de substance sèche dans des lots obtenus de cette façon, est indiquée dans le tableau VIII.

TABLEAU VIII

Variabilité du poids de substance fraîche et du poids de substance sèche dans un même prélèvement de feuilles n° 3.

Poids en grammes pour 10 limbes par lot échantillonné.

N° des lots	1	2	3	4	5	6	Moyenne
Poids de substance fraîche	4,32	4,47	4,38	4,50	4,24	4,20	4,35
Poids de substance sèche..	0,74	0,78	0,74	0,76	0,76	0,68	0,73
Déviatiou standard :	Poids de substance fraîche :			0,27			
	Poids de substance sèche :			0,03			

J'ai préféré, pour ce travail, séparer les feuilles numérotées en lots homogènes plutôt que d'opérer comme GREGORY et coll. (1937) ou MAC COY (1953), qui groupaient en un même échantillon les feuilles de différents numéros. PETRIE et coll. (1938) ont critiqué cette façon d'opérer qui ne permet pas de distinguer les particularités de la physiologie de chaque feuille dont le rythme végétatif est différent dans l'ensemble de la plante.

(1) Les feuilles sont numérotées par numéro croissant de la base au sommet.

Résultats.

VARIATIONS DU POIDS DE SUBSTANCE FRAÎCHE, DE LA TENEUR EN EAU, DU POIDS DE SUBSTANCE SÈCHE ET DES FORMES AZOTÉES DANS LES DIFFÉRENTES FEUILLES

Feuille n° 1.

Cette feuille est située à la base du chaume. Le limbe a une longueur moyenne de 16 cm.

Les résultats d'analyse sont indiqués dans le tableau IX et la figure 6.

TABLEAU IX

Limbe n° 1. — Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg). Résultats calculés pour 10 limbes.

	11/5/54 Taille max.	18/5/54	25/5/54	1/6/54	8/6/54 Sortie épi	15/6/54 Jauniss ^{nt}
Poids de substance fraîche.	2,10	2,38	2,28	2,23	2,47	2,24
Poids de substance sèche.	0,38	0,38	0,36	0,42	0,42	0,44
Teneur en eau p. 100 parties substance sèche.....	450	528	505	430	487	420
N protéique	9,3	7,6	7,4	6,7	6,6	5,7
N des amides inst.....	0	0,5	0,4	0	0	0,6
N des amides totales.....	0,7	0,6	1,3	1,0	1,4	1,3
N de l'asparagine.....	0,7	0,1	0,9	1,0	1,4	0,7
N des amino-acides.....	2,0	1,0	3,2	3,2	2,9	2,8
N org. soluble.....	5,1	5,0	4,5	4,8	7,3	6,1
N org. total.....	14,4	12,6	12,4	11,5	13,9	11,8
N ammoniacal.....	0,5	0,6	0,7	0,7	1,2	0,8
N nitrique.....	0,8	1,0	2,2	1,8	2,5	2,0
N soluble total.....	6,4	6,6	7,4	7,3	11	8,9
N total.....	15,7	14,2	14,8	14,0	17,6	14,6

Les observations essentielles que l'on peut tirer de l'examen des résultats sont les suivants :

Le poids de substance fraîche varie peu, la feuille ayant atteint sa taille maximum au premier prélèvement.

Le poids de substance sèche augmente très légèrement au cours du temps par suite d'une accumulation de composés cellulosiques et d'une silicification des tissus (HEDIN et coll. (1952)).

La teneur en eau subit quelques variations et diminue au dernier prélèvement lors du début du jaunissement de la feuille.

Les protéines subissent une hydrolyse dominante lente et régulière. Trente-cinq jours après le début des prélèvements, il ne reste que 31 p. 100 de la quantité initiale.

L'N organique soluble est stable jusqu'à la sortie de l'épi ou intervient une augmentation importante.

La vitesse de protéolyse est lente et reste à peu près régulière jusqu'à la sortie de l'épi. Les produits résultant de l'hydrolyse des protéines sont transportés régulièrement dans le reste de la plante, sauf lors de la sortie de l'épi qui s'accompagne d'une inversion des variations de l'N organique soluble et de l'N organique total.

L'N des amino-acides, après quelques fluctuations au début, reste constant jusqu'à la fin de l'expérience.

On observe l'absence des polypeptides, et celle assez fréquente de la glutamine.

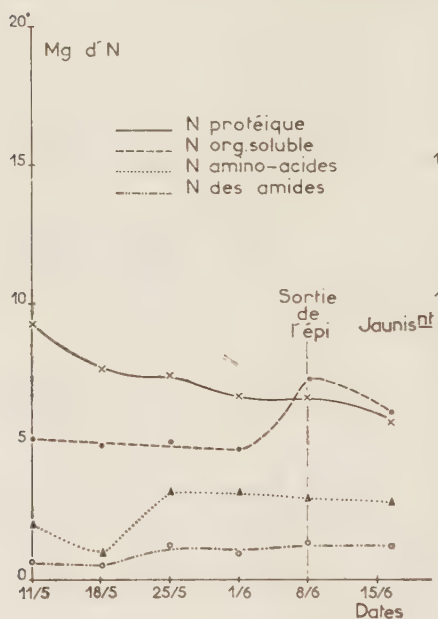


FIG. 6. — Variations au cours du temps des formes azotées dans les limbes n° 1.
En mg d'N pour 10 limbes.

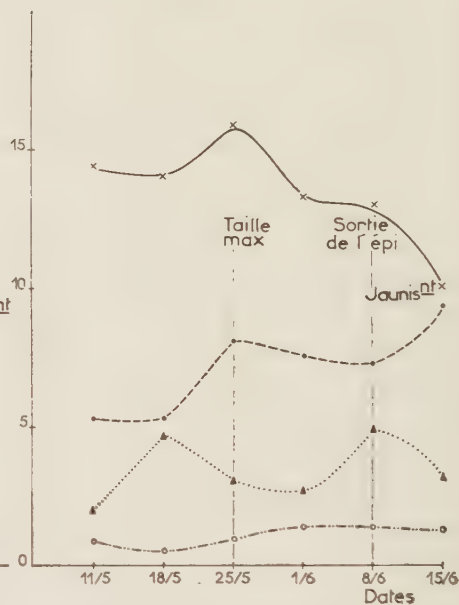


FIG. 7. — Variations au cours du temps des formes azotées dans les limbes n° 2.
En mg d'N pour 10 limbes.

Les variations des quantités d'asparagine sont faibles et irrégulières.

L'azote ammoniacal augmente légèrement au cours de l'expérience, ainsi que l'N nitrique. Leur somme n'intervient pas dans l'augmentation de l'N total à la sortie de l'épi. Seul l'N organique soluble est responsable de ces variations.

En résumé, dans cette feuille déjà âgée lors du premier prélèvement, on peut observer une grande régularité des phénomènes. Le principal est la protéolyse dominante et le transport des produits azotés solubilisés dans les autres parties de la plante.

La sortie de l'épi s'accompagne d'une perturbation physiologique

qui modifie momentanément le sens des variations des substances azotées dans les autres organes de la plante.

Il semble certain qu'à cette période, il y ait un ralentissement important des hydrolyses et du transport des substances dans les limbes analysés.

Feuille n° 2.

Cette feuille présente un comportement différent de celui de la feuille n° 1, en raison de son développement plus tardif et probablement d'une écologie différente au point de vue de la température et de la luminosité.

Les résultats obtenus sont indiqués dans le tableau X et la figure 7.

TABLEAU X

Limbe n° 2. — Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg). Résultats calculés pour 10 limbes.

	11/5/54	18/5/54	25/5/54 Taille max.	1/6/54	8/6/54 Sortie épi	15/6/54 Jaunis- sement
Poids de substance fraîche	2,59	3,38	4,05	3,72	3,33	3,06
Poids de substance sèche .	0,56	0,57	0,60	0,67	0,58	0,56
Teneur en eau pour 100 parties substance sèche .	435	500	575	455	475	450
N protéique	14,4	14,0	15,8	13,2	12,9	10,0
N des amides inst.	0,4	0,2	0,5	0	0,5	0
N des amides totales	0,9	0,5	1,0	1,4	1,4	1,3
N de l'asparagine	0,4	0,3	0,5	1,4	0,9	1,3
N des amino-acides.....	2,0	4,7	3,0	2,7	4,9	3,2
N organique soluble.....	5,3	5,3	8,2	7,5	7,2	9,4
N organique total.....	19,7	19,3	24,0	20,7	20,1	19,4
N ammoniacal	0,5	0,9	1,0	0,9	1,4	0,7
N nitrique.....	1,4	2,9	1,8	2,1	2,4	0,4
N soluble total	7,2	9,1	11,0	10,5	11	10,5
N total	21,6	23,1	26,8	23,7	23,9	20,5

Cette feuille n'atteignait sa taille maximum que lors du 3^e prélèvement ; cette taille était de 19 cm en moyenne le 25/5.

De ce fait, deux périodes sont à distinguer : la première, du 11-5 au 25-5 correspondant encore à une phase de croissance, et la deuxième, du 25-5 au 15-6 correspondant à un état adulte, puis sénescence.

La première période est caractérisée par une augmentation importante de la teneur en eau, une augmentation de l'azote protéique, la protéogenèse étant dominante, une augmentation de l'azote organique soluble et par suite, de l'azote total.

Dans la deuxième période, le poids de substance sèche diminue et, comme dans le limbe n° 1 étudié précédemment, la teneur en eau diminue, la protéolyse domine jusqu'à la fin de l'expérience ainsi que la diminution de l'N organique total à la suite des migrations.

On constate de même à la sortie de l'épi, un ralentissement de la protéolyse et des migrations des substances organiques solubles.

L'N des amino-acides présente deux maximums ; s'il n'est pas possible d'interpréter le premier, le second correspond nettement à la sortie de l'épi.

Les amides ne sont quantitativement importantes que lors du ralentissement des migrations, au moment de la sortie de l'épi, où l'on observe également un maximum de l'N minéral auquel succède une diminution lors de la reprise des migrations.

L'analyse de la physiologie de ce limbe est plus complète que celle du limbe de la feuille précédente. En effet, on y observe d'une part une augmentation de taille avec synthèse dominante de composés protéiques, puis une diminution de ses substances azotées après qu'il ait atteint sa taille maximum, avec des migrations qui présentent un ralentissement lors de la sortie de l'épi.

Feuille n° 3.

La feuille n° 3 est, avec la suivante, celle dont le limbe est le plus long : 24 cm en moyenne.

Les résultats relatifs à son limbe sont indiqués dans le tableau XI et la figure 8.

TABLEAU XI

Limbe n° 3. — Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg). Résultats calculés pour 10 limbes.

	11/5/54	18/5/54	25/5/54 Tail. max.	1/6/54	8/6/54 Sortie épi	15/6/54	22/6/54
Poids de substance fraîche	3,79	4,32	4,60	3,88	3,45	3,10	3,29
Poids de substance sèche..	0,67	0,74	0,78	0,80	0,65	0,69	0,70
Teneur en eau p. 100 parties de substance sèche.	468	485	490	385	430	355	370
N protéique.....	18,6	22,1	21,5	20,5	16,8	14,2	11,2
N des amides instables...	0	0,3	0,2	0,4	0,4	0,2	0
N des amides totales.....	0,3	1,2	1,2	1,3	2,1	0,8	0,8
N de l'asparagine.....	0,3	0,9	1,0	0,9	1,7	0,6	0,8
N des amino-acides.....	2,9	4,0	3,9	2,9	7,2	2,6	2,4
N organique soluble.....	7,4	7,6	11,7	7,3	10,1	8,1	3,4
N organique total.....	20,0	29,7	33,2	27,8	26,9	22,3	14,6
N ammoniacal.....	0,6	0,8	0,8	0,9	1,2	1,0	1,4
N nitrique.....	1,0	1,8	2,7	2,2	1,9	2,3	4,8
N soluble total.....	9,0	10,2	15,2	10,4	13,2	11,4	9,6
N total.....	27,6	32,3	36,7	30,9	30	25,6	20,8

Comme pour la feuille précédente, il est possible de distinguer deux périodes végétatives distinctes. Tout d'abord, une période de croissance s'étend du 11-5 au 25-5. Durant celle-ci, la teneur en eau augmente ainsi que le poids de substance sèche. L'N protéique augmente, la protéogénèse étant encore dominante (16 p. 100 d'augmentation en 7 jours).

Il en est de même de l'N organique soluble et ce sont principalement les amino-acides qui sont responsables de cette augmentation.

L'N nitrique croît alors que l'N ammoniacal ne varie pas.

A cette période de croissance lui succède une période de sénescence du 25-5 au 22-6, durant laquelle la protéolyse dominante provoque une diminution de 50 p. 100 des protéines, cependant que la diminution de l'N organique soluble traduit l'importance des migrations ralenties seulement lors de la sortie de l'épi.

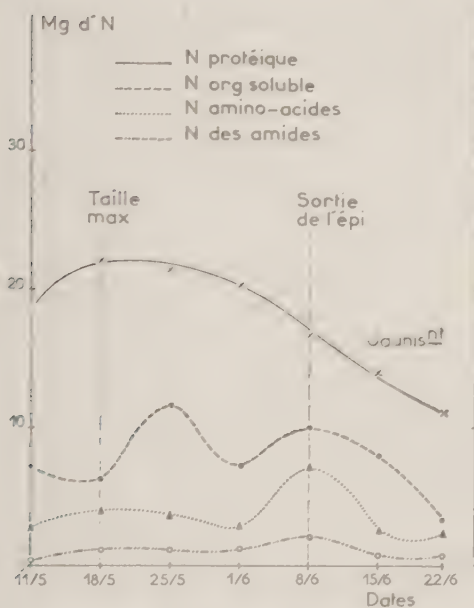


FIG. 8. — Variations au cours du temps des formes azotées dans les limbes n° 3.
En mg d'N pour 10 limbes.

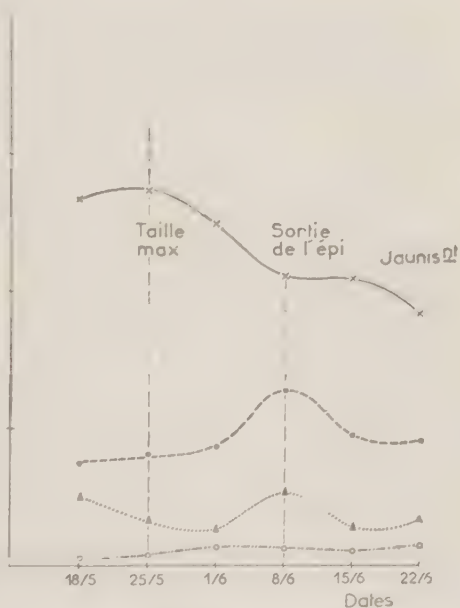


FIG. 9. — Variations au cours du temps des formes azotées dans les limbes n° 4.
En mg d'N pour 10 limbes.

A ce moment, l'N des amino-acides subit une augmentation de plus du double et il lui correspond une augmentation de la quantité d'asparagine.

L'N ammoniacal augmente très légèrement pendant toute l'expérience.

L'N nitrique présente un maximum lorsque la feuille atteint sa taille maximum et un autre à la fin de la végétation.

Cette feuille présente sensiblement les mêmes variations que la feuille précédente et son métabolisme azoté témoigne du même ralentissement des migrations des substances organiques azotées à la sortie de l'épi.

Feuille n° 4.

Cette feuille est la plus grande de la plante, la longueur moyenne du limbe est de 25 cm. Cette taille maximum est atteinte au deuxième prélèvement le 25-5.

Les résultats relatifs à son limbe sont indiqués dans le tableau XII et la figure 9.

TABLEAU XII

Limbe n° 4. — Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg). Résultats calculés sur 10 limbes.

	18/5/54	25/5/54	1/6/54	8/6/54	15/6/54	22/6/54
		Taille max.		Sortie épi		Jaunis- sement
Poids de substance fraîche	4,17	3,95	3,58	2,95	3,81	3,26
Poids de substance sèche..	0,78	0,79	0,81	0,67	0,78	0,77
Teneur en eau p. 100 parties substance sèche....	435	400	340	400	390	360
N protéique	26,8	27,5	25,6	21,2	21,0	18,4
N des amides inst.	0	0	0	0,5	0	0,1
N des amides totales....	0,5	0,8	1,5	1,3	1,1	1,5
N de l'asparagine	0,5	0,8	1,5	0,8	1,1	1,4
N des amino-acides	5,0	3,3	2,6	5,4	2,7	3,4
N org. soluble.....	7,7	8,3	8,7	12,8	9,6	8,9
N org. total.....	34,5	35,8	33,7	34,0	30,6	27,6
N ammoniacal.....	0,8	0,9	1,1	1,3	1,1	0,7
N nitrique	1,7	2,6	2,6	0,6	3,1	2,1
N soluble total	10,2	11,8	12,4	14,7	13,8	11,7
N total	37	39,3	37,4	35,9	34,8	30,1

Durant la première quinzaine, le limbe encore en croissance n'atteint son poids maximum de substance sèche qu'après avoir atteint sa taille maximum. Au moment de la sortie de l'épi, le poids de substance sèche diminue à la suite des migrations, puis il s'élève ensuite légèrement.

Les teneurs en eau sont généralement décroissantes au cours du temps.

La protéogenèse est dominante jusqu'au deuxième prélèvement, puis la protéolyse l'emporte jusqu'à la fin de la vie de la feuille, et les quantités d'N protéique, d'N organique total et d'N total diminuent.

Les quantités d'amides sont plus importantes pendant la phase durant laquelle la protéolyse domine. Il en est de même de l'N ammoniacal.

A la sortie de l'épi, on observe un ralentissement de la protéolyse et des pertes d'N soluble, comme dans la feuille précédente.

Feuille n° 5.

Cette feuille n'a été étudiée que pendant un temps très court, le jaunissement intervenant rapidement après son dégagement de l'extrémité du chaume.

Elle est plus courte que les précédentes.

Les résultats des analyses sont indiqués dans le tableau XIII et la figure 10.

TABLEAU XIII

Limbe n° 5. — Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg). Résultats calculés pour 10 limbes.

	1/6/54	8/6/54 Sortie épi	15/6/54 Anthèse	22/6/54 Jaunissement
Poids de subst. fraîche ...	2,58	2,73	2,48	2,65
Poids de subst. sèche ...	0,81	0,71	0,71	0,77
Teneur en eau p. 100 parties subst. sèche ...	220	285	250	360
N protéique	25	24,1	21,6	22,2
N des amides inst.	0	0	0	0,6
N des amides totales ...	1,6	1,5	1,0	2,0
N de l'asparagine.	1,6	1,5	1,0	0,4
N des amino-acides	2,6	1,9	2,5	5,4
N org. soluble	8,7	10	9,1	11,0
N org. total.	33,7	34,1	30,7	33,2
N ammoniacal	1,1	1,3	1,1	1,3
N nitrique	2,6	1,5	0,8	0,8
N soluble total.	12,4	12,8	11,0	13,1
N total	37,4	36,9	32,6	35,3

Le cycle de développement est plus court que celui des feuilles précédentes.

Le poids de la substance sèche diminue lors de la sortie de l'épi, puis s'élève à nouveau ensuite.

Les teneurs en eau restent toujours faibles comparativement à celles des limbes inférieurs.

Dès le premier prélèvement, la protéolyse est déjà dominante, mais on observe une reprise importante de la protéogénèse, avant le jaunissement final. Comme on le verra plus loin, l'augmentation de l'N protéique observée alors se produit en même temps qu'une perte de protéines de la part de l'épi, pendant la première quinzaine de son développement.

L'importante quantité d'acides aminés libres existant lors du dernier prélèvement correspond le plus vraisemblablement à la migration de substances azotées solubles venant des feuilles inférieures ou de l'épi.

En même temps, on constate une légère élévation de la quantité des amides.

En résumé, cette feuille a une vie active très courte, son métabolisme se trouve perturbé fortement après la sortie de l'épi, vraisemblablement sous l'influence des migrations de substances venues des organes inférieurs de la plante.

Feuille n° 6.

Le limbe de cette feuille n'atteint sa taille maximum qu'après la sortie de l'épi. Il est très petit : 12 centimètres en moyenne de longueur, et jaunit une quinzaine de jours après son dégagement.

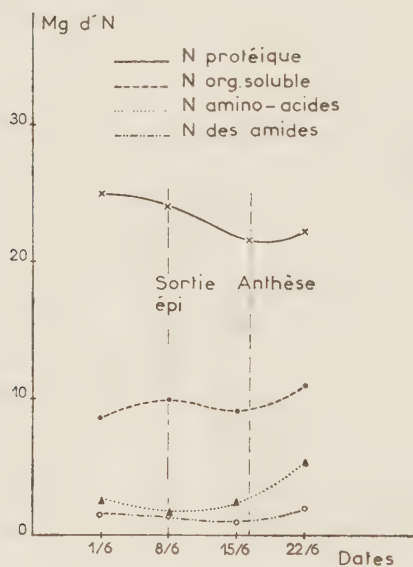


FIG. 10. — Variations au cours du temps des formes azotées dans les limbes n° 5.
En mg d'N pour 10 limbes.

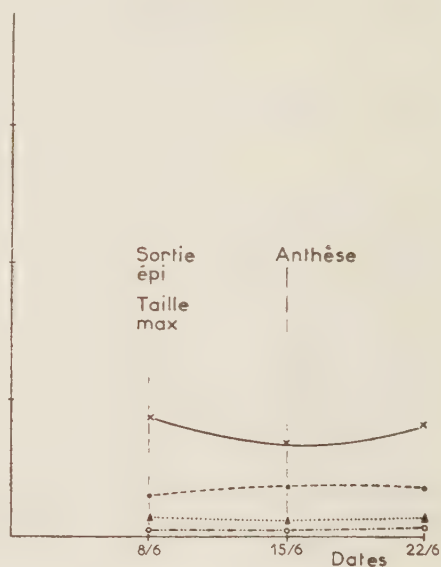


FIG. 11. — Variations au cours du temps des formes azotées dans les limbes n° 6.
En mg d'N pour 10 limbes.

Les résultats des analyses sont indiqués dans le tableau XIV et la figure II.

Les résultats indiqués permettent de faire les mêmes observations que pour la feuille précédente.

La protéolyse est déjà dominante au moment du premier prélèvement. Comme pour la feuille précédente, on observe une reprise de la protéogenèse après la sortie de l'épi et presque au début du jaunissement. Ici, encore, il est vraisemblable que ce renversement du sens des variations du métabolisme protéique dépend des migrations de substances venant des feuilles inférieures.

TABLEAU XIV

Limbe n° 6. — Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg).

Résultats calculés pour 10 limbes.

	8/6/54 Sortie épi Taille max,	15/6/54 Anthèse	22/6/54 Début jaunissement
Poids de substance fraîche.....	0,80	0,74	0,71
Poids de substance sèche.....	0,25	0,25	0,27
Teneur en eau p. 100 parties substance sèche.....	220	196	162
N protéique.....	8,6	6,8	8,2
N des amides inst.....	0	0,4	0
N des amides totales.....	0,5	0,5	0,8
N de l'asparagine.....	0,5	0,1	0,8
N des amino-acides.....	1,5	1,2	1,4
N organique soluble.....	3,1	3,6	3,8
N organique total.....	11,7	10,4	12,0
N ammoniacal.....	0,4	0,3	0,4
N nitrique.....	0,9	0,5	0,4
N soluble total.....	4,4	4,4	4,6
N total.....	13,0	11,2	12,8

Discussion et conclusion.

Les six feuilles étudiées se classent en trois catégories au point de vue de leur durée de vie active.

1° La première catégorie ne comprend que la feuille n° 1 située à la base du chaume, dont la vie végétative dure plus de deux mois. Cette feuille se développe avec lenteur dès le début de la formation de la talle. La lenteur de son développement est en relation avec son écologie, les conditions de température et de quantité de lumière ne favorisant pas une croissance rapide. Puis, les facteurs externes se modifiant, la vitesse de croissance s'accélère et la feuille devient rapidement sénescente.

Les prélèvements effectués se situent dans cette dernière partie de la vie foliaire, alors que le phénomène essentiel du métabolisme azoté est une protéolyse dominante avec cependant un ralentissement des hydrolyses au moment de la sortie de l'épi.

2° La deuxième catégorie comprend le groupe des feuilles 2, 3 et 4, dont la durée moyenne de vie active, après le dégagement du limbe, est d'environ un mois et demi. Ce dégagement est très rapide à mesure de la montée du chaume.

Le prélèvement ayant été effectué peu de temps après ce dégagement, alors que les limbes n'avaient pas atteint leur taille maximum, il a permis de distinguer deux périodes principales dans leur physiologie.

La première est une période de croissance caractérisée par une pro-

téogenèse dominante, accompagnée de la diminution de la teneur en amino-acides et amides libres.

La deuxième est une période de sénescence. La protéolyse domine alors, ralentissant cependant au moment de la sortie de l'épi. Les hydrolyses s'accroissent de nouveau quand le jaunissement apparaît.

Ces trois feuilles présentent une grande similitude dans leur comportement physiologique en ce qui concerne le métabolisme azoté.

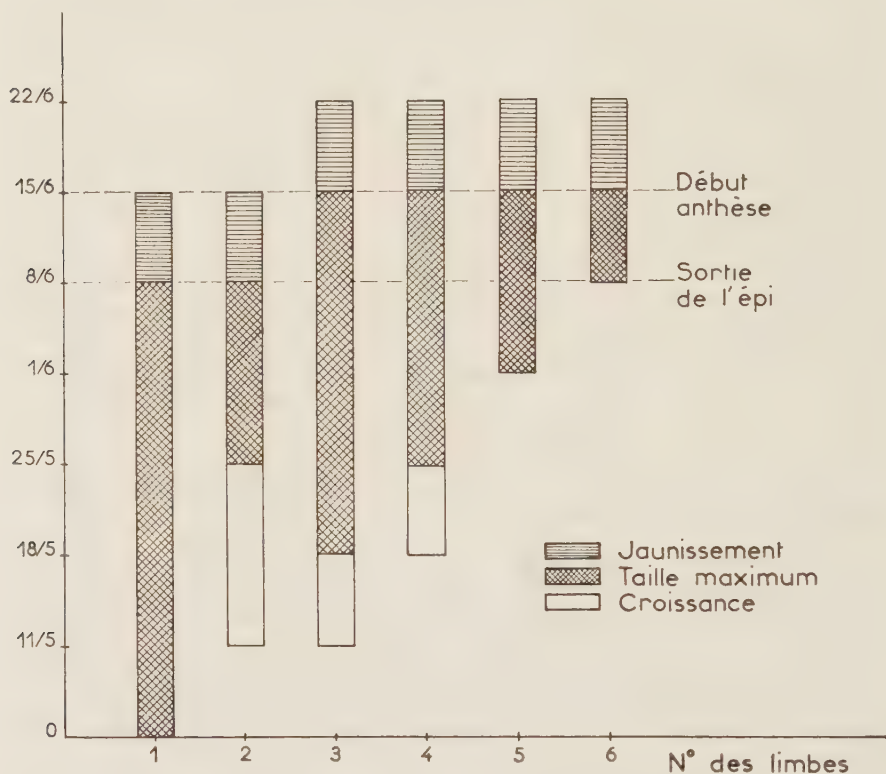


FIG. 12. — Répartition dans le temps des différents prélèvements des limbes foliaires d'Orge et périodes végétatives correspondantes.

3° A la troisième catégorie appartiennent les feuilles 5 et 6 de courte durée de vie active (2 à 3 semaines). Leur physiologie est très influencée par le développement concomitant de l'épi, qui, par son dégagement d'une part et la floraison d'autre part, y occasionne des modifications importantes.

Après une protéolyse dominante suivie de migrations au profit de l'épi et qui a lieu avant même que le limbe ait atteint sa taille maximum, on constate une reprise de la protéogenèse qui se situe au moment où les substances azotées des feuilles sous-jacentes émigrent vers la par-

tie supérieure du chaume, les feuilles supérieures recevant alors, comme l'épi lui-même, une partie des substances azotées solubles.

GOUWENTAK (1929) a mis en évidence des migrations du même ordre dans les feuilles d'*Helianthus annuus*. Les substances azotées des feuilles émigrent le plus généralement au moment de la floraison, ce qui a pour effet d'y faire diminuer les quantités d'azote protéique et d'azote total.

En 1940, WALKLEY, avec l'Orge du Cap, a constaté qu'en éliminant les jeunes épis en formation, ce qui entrave les migrations, les feuilles demeurent en protéogénèse dominante aussi longtemps que la chlorophylle subsiste, leur faculté de synthèse diminuant toutefois avec l'âge.

Le métabolisme des amides est peu variable au cours des diverses périodes de la vie des feuilles d'Orge. La glutamine y est généralement inexistante et l'asparagine présente en petites quantités augmente légèrement dans toutes les feuilles au moment de la sortie de l'épi, quand la protéolyse est dominante. Il s'agit donc essentiellement d'amide libérée par l'hydrolyse des protéines plutôt que d'amide produite au cours d'oxydations respiratoires.

Dans les feuilles d'Orge détachées (YEMM, 1937), de Blé (MOYSE, 1950) à l'obscurité, l'accumulation de glutamine a lieu au début du séjour, puis cette amide disparaît tandis que l'asparagine continue à s'accumuler et ne diminue que peu de temps avant la mort.

L'ensemble de ces observations montre que dans les feuilles l'équivalence de la glutamine et de l'asparagine, admise autrefois par E. SCHULZE et ensuite par PRIANISCHNIKOV, n'est pas rigoureuse.

Dans tous les cas observés dans le présent travail, ce métabolisme des amides est de très faible intensité.

Toutes les feuilles présentent un certain parallélisme physiologique dans leurs périodes végétatives. Les variations observées résultent, d'une part, d'une écologie différente au cours des diverses époques de développement, d'autre part, de la répercussion physiologique de phénomènes propres aux organes voisins tels que : la sortie de l'épi, l'anthèse et la création de réserves protéiques dans les grains.

Maturation de l'épi.

Peu de recherches ont été faites sur la protéogénèse dans les graines en voie de formation depuis les travaux de F. SCHULZE (1) et d'EMMERLING (1). Ces chercheurs ont découvert les faits essentiels : la migration des substances azotées solubles des feuilles et des tiges vers les fruits.

(1) E. SCHULZE (1878) et EMMERLING (1880), cités par CHIBNALL (1939).

Chez *Vicia faba* et *Pisum sativum*, une partie des substances azotées s'accumule dans les gousses, avant d'être utilisée à la synthèse protéique dans les graines.

MASKELL et coll. (1929, 1930) ont mis en évidence des faits analogues. Les formes azotées solubles émigrent des feuilles et des tiges de Cotonnier pendant la période de formation du fruit.

De même, WHITEHEAD et coll. (1948, 1949, 1950) ont montré que l'enrichissement en substances azotées des grains de Maïs correspond à une diminution de la teneur en azote dans les limbes, les gaines foliaires et les hampes. L'incorporation des amides dans les cotylédons est lente mais complète chez *Pisum sativum* (RAACKE, 1957 a, b).

De plus, CHIBNALL (1939) a souligné à propos des Graminées, dont les graines sont très riches en glucides, que la migration protéique se accompagne d'une migration glucidique encore plus intense.

DUCET (1949) a étudié la teneur des graines d'Orge et de Soja en choline totale et en choline hydrosoluble. Les variations des différentes formes de choline pendant la formation de l'épi et des gousses montrent que la choline est synthétisée sur place et ne provient pas de sa mobilisation dans les chaumes ou les tiges.

L'expérience précédemment décrite a permis d'observer les variations du métabolisme azoté des feuilles lors de la formation de l'épi. Dans les expériences relatées ci-dessous, seul l'épi a été étudié.

Le mode de prélèvement est le suivant :

Les épis, au nombre de cent environ, sont récoltés seulement sur les trois talles principales de chaque plante afin de permettre une bonne homogénéité des lots. Les épis formés sur les autres talles se développent plus tardivement mais aussi plus rapidement. En raison de ces différences, je ne les ai pas retenus.

Les épis sont coupés à quelques millimètres en dessous de l'épillet basal, 10 épis sont prélevés au hasard dans chaque série et fixés, après que les barbes aient été coupées à l'extrémité des glumelles.

Les échantillons analysés comprennent donc : les grains avec leurs enveloppes, glumes et glumelles, ainsi que le rachis.

Les prélèvements effectués d'abord toutes les semaines dans la première expérience ne permettant pas l'observation de variations rapides, une seconde expérience a été réalisée en 1955, les prélèvements étant faits tous les deux ou trois jours, soit sur des plantes cultivées comme les précédentes, soit sur des plantes qui recevaient un apport azoté minéral lors de l'épiaison.

1^{re} expérience.

Les résultats figurent dans le tableau XV et la figure 13.

VARIATIONS DU POIDS DE SUBSTANCE SÈCHE ET DE LA TENEUR EN EAU

Le poids de substance sèche, stable avant l'anthèse, augmente rapidement ensuite jusqu'à ce que l'épi jaunissant se recourbe parallèlement au chaume, puis il devient à peu près constant jusqu'à la fin, les migrations de glucides et de substances azotées étant terminées.

VARIATIONS DES FORMES AZOTÉES

N PROTÉIQUE

Pendant les deux premières semaines, on observe une légère mais nette diminution de la quantité d'azote protéique. Puis, brusquement, après l'anthèse, les protéines s'accumulent dans l'épi.

Dès que l'épi est courbe et jaune, et le grain dur, la quantité d'azote protéique ne varie plus.

TABLEAU XV

*Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g)
et des formes azotées (en mg) au cours de la formation de l'épi.*

Résultats calculés pour 10 épis.

	8/6/54 Sortie épi	15/6/54	22/6/54	29/6/54	6/7/54 Grain laiteux	13/7/54 Epi jaune, courbe	20/7/54 Epi jaune, grain dur
		Anthèse					
Poids substance fraîche...	15,37	15,20	15,15	22,65	24,70	25,50	24,15
Poids substance sèche....	4,76	4,50	5,13	8,80	11,13	13,38	13,83
Teneur en eau p. 100 part. subst. sèche.....	340	375	196	156	122	116	75
N protéique	69,5	55,0	50	106	142	215	214,8
N des amides totales	6,0	5,5	5,0	6,3	5,8	8,3	8,8
N de l'asparagine	6,0	5,5	5,0	6,3	5,8	8,3	8,8
N des amino-acides.....	8,0	12,6	14,3	13,4	15,7	15,7	10,0
N précipité phosph. tungst.	0	0	0	3,4	15,7	24,0	16,5
N organique soluble.....	28,2	31,4	31,6	40,7	45,9	47,1	38,6
N organique total.....	97,7	86,4	81,6	146,7	187,9	262,1	253,4
N ammoniacal.....	3,8	3,6	3,6	4,5	4,7	3,8	4,1
N nitrique	7,6	5,8	4,3	6,9	4,4	6,1	3,8
N soluble total.....	39,6	40,8	39,5	52,1	55	57	46,5
N total.....	109,1	95,8	89,5	158,1	197	272	261,3
R : $\frac{\text{N protéique}}{\text{N organique soluble}}$	2,45	1,75	1,58	2,60	3,1	4,55	5,55

A la fin de la période d'augmentation active, qui s'échelonne sur trois semaines, la quantité d'N protéique existante est quatre fois plus élevée qu'au début.

On observe donc une protéolyse dominante avant l'anthèse, suivie d'une protéogénèse dominante jusqu'à ce que l'épi jaunisse, puis l'accroissement s'arrête.

N ORGANIQUE SOLUBLE

Les quantités d'azote organique soluble augmentent pendant la deuxième période végétative correspondant à l'élévation de l'N protéique. Une partie de cet azote provient des organes sous-jacents, notamment

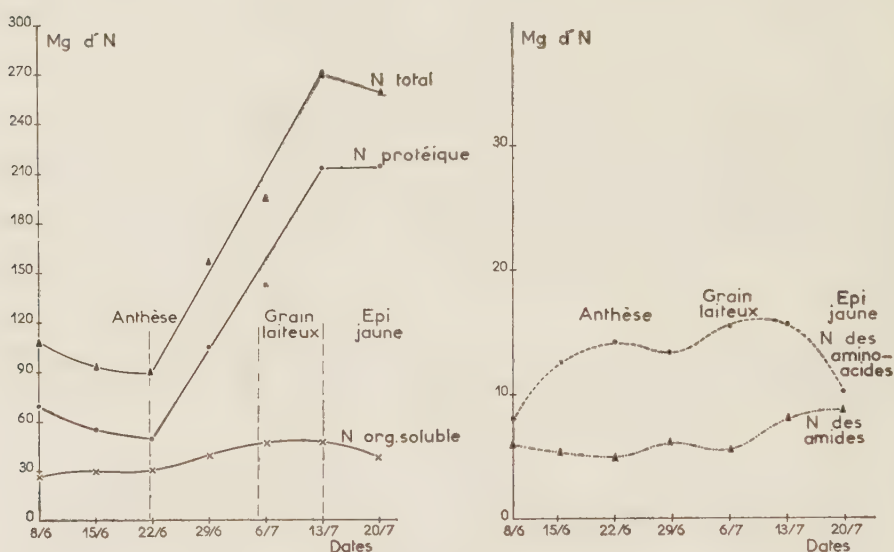


FIG. 13. — Variations des formes azotées au cours de la maturation de l'épi d'Orge (1^{re} exp.). En mg d'N pour 10 épis.

des limbes foliaires, ainsi que l'ont montré les diminutions des quantités d'azote constatées dans ces organes.

Les valeurs du rapport $\frac{N \text{ protéique}}{N \text{ org. soluble}}$ soulignent l'importance de ces migrations durant cette période de protéogénèse.

Cet azote organique soluble est essentiellement constitué d'acides aminés et de substances précipitables par le réactif phosphotungstique.

N DU PRÉCIPITÉ PHOSPHOTUNGSTIQUE

A l'augmentation de l'azote protéique correspond une augmentation de cette forme azotée représentée par des polypeptides, probablement des uréides, des bases puriques et de la choline abondante dans les graines en formation.

N DES AMINO-ACIDES

Pendant la première période, alors que la protéolyse domine, la quantité d'N des amino-acides augmente. Ensuite, lors de l'accumulation des protéines, les quantités d'N restent constantes, l'apport et la synthèse d'une part, la vitesse de la condensation des amino-acides dans les protéines d'autre part, étant très rapides. Enfin, dès l'apparition de la période stationnaire, située à la fin de l'expérience, la quantité d'azote des amino-acides diminue, les transports de substances cessant à peu près complètement dans la plante.

N DES AMIDES

Pendant la période de protéolyse dominante du début, bien que les amino-acides soient abondants, la quantité d'amides est faible et reste constante. Cette constance se maintient pendant la majeure partie de la deuxième période végétative et elle est suivie d'une légère augmentation lors de la maturation.

On n'observe pas d'oxydations intenses comme dans les germinations. Il est vraisemblable que les oxydations se ralentissent dans ces organes en voie de déshydratation.

La présence de glutamine n'a été observée qu'une fois, les valeurs obtenues sont imputables essentiellement aux variations de l'asparagine.

N ORGANIQUE TOTAL

Les quantités d'N organique total suivent assez fidèlement les variations de l'N protéique, les quantités d'N organique soluble variant peu.

N MINÉRAL

L'azote ammoniacal est à peu près constant pendant toute la durée de l'expérience. Il en est de même de l'N nitrique. Leurs valeurs sont toujours faibles.

N TOTAL

L'azote total s'élève considérablement pendant la deuxième période végétative.

Son augmentation est due essentiellement à celle de l'N organique total.

Cette augmentation a lieu dès la fin de l'anthèse et jusqu'à ce que l'épi jaunisse et que le grain commence à durcir en prenant un aspect corné. Elle traduit l'abondance des synthèses « *in situ* » et la condensation des substances solubles d'origine foliaire.

En résumé, l'examen des résultats obtenus permet de distinguer au

cours de la croissance et de la formation de l'épi trois périodes principales :

1^o La première (du 8-6-54 au 22-6-54) débute au moment où l'épi est entièrement dégagé du chaume et s'arrête après l'anthèse alors que les sacs polliniques sont apparents hors des enveloppes du grain.

Elle est caractérisée par une protéolyse dominante comparable à celle qui est observée alors dans les feuilles. Cependant, les quantités de substances azotées y sont beaucoup plus élevées.

2^o La deuxième (du 22-6-54 au 13-7-54) s'étend de l'anthèse jusqu'au moment où le grain laiteux atteint son volume maximum. C'est essentiellement une période de protéogenèse dominante et d'accumulation des réserves protidiques et glucidiques.

Les parties vertes de la plante s'appauvrissent en substances azotées qui émigrent vers les grains en formation.

3^o La troisième (13-7-54-20-7-54) est caractérisée par la déshydratation du grain qui prend un aspect corné. Les quantités d'azote restent constantes alors que l'accumulation des glucides continue.

Il existe une relation nette entre les migrations des substances azotées des limbes foliaires et des chaumes, et le développement de la fleur et des grains.

Dès que l'épi apparaît hors de la gaine de la feuille n° 6, on observe une exaltation de la solubilisation des protéines foliaires.

Pendant cette période, la quantité de substances azotées solubilisées dans les limbes foliaires et transportées dans l'épi en formation pour former de nouvelles protéines, ne représente pas la totalité des substances azotées migratives. Elle correspond au cinquième de la quantité totale d'azote accumulée pendant la période de protéogenèse active. Le reste des substances azotées provient des racines, des chaumes et des gaines foliaires, et l'ensemble correspond à la totalité des substances azotées migratrices, indéterminable ici, certaines parties de la plante n'ayant pas été analysées.

CARLES et coll. (1956) ont observé chez le Maïs un phénomène du même ordre, la sortie des fleurs s'accompagne d'une modification du sens des variations du métabolisme azoté des feuilles et des tiges.

Puis, un peu plus tardivement, intervient dans l'épi une condensation des formes azotées solubles en protéines, l'origine de l'azote nécessaire pouvant être trouvée en partie au moins dans les protéines foliaires.

Plus loin, la participation des glumes, des barbes et du rachis à ces échanges sera examinée.

2^e expérience.

L'écart de temps, en moyenne une semaine, entre les différents prélèvements n'ayant pas permis de suivre en détail certaines variations, une nouvelle série d'expériences a été faite, les prélèvements étant plus fréquents.

Elle a, de plus, été complétée par une étude des variations du métabolisme azoté provoquées par un apport d'azote en cours de végétation suivant la technique de Coïc (1949 *a* et *b*, 1953, 1956).

Cette technique d'apport d'engrais azotés est basée sur l'observation des faits fondamentaux suivants :

L'apport d'une quantité importante d'azote minéral au début de la végétation du Blé, à l'époque du tallage en particulier, crée de nouveaux besoins d'azote qui se manifestent ultérieurement. Il peut donc être nécessaire, si l'on ne veut pas par la suite que la plante souffre d'une « faim d'azote », de faire de nouveaux apports. Un apport à la montaison favorise le développement du système foliaire qui va assurer l'alimentation en protéines du grain.

En année humide, ce dernier peut être négligé sans inconvénient pour la maturation du grain, mais en année sèche, son oubli est suivi d'une diminution du rendement du grain (Coïc, 1954).

Dans cette deuxième série d'expériences, seuls les épis ont été étudiés.

Pour obtenir des lots d'organes homogènes, les essais culturaux ont été pratiqués suivant une technique d'expérimentation agricole classique : *la méthode des blocs*.

Le terrain d'expériences est divisé en huit parcelles de 10 m² chacune. Dans quatre parcelles réparties au hasard, les plantes ne reçoivent pas d'engrais azoté en cours de végétation : plantes N₀. Dans les quatre autres parcelles, plantes N₁, l'apport d'azote est fait sous la forme d'une dose de NO₃NH₄ apportant 30 kg d'azote à l'hectare.

Cet apport de NO₃NH₄ est pratiqué par poudrage sur le sol entre les lignes de plantes et enfouissement par un léger binage le 7 juin, alors que les barbes de l'épi sont à cinq centimètres du haut du chaume.

On admet que les prélèvements faits sur ces différentes parcelles reflètent d'une manière fidèle les différents phénomènes à observer sur l'ensemble de l'essai.

Le 10 juin, les barbes ont dépassé l'extrémité des chaumes. L'épi est complètement dégagé le 16 juin. Les prélèvements sont effectués tous les deux ou trois jours à partir du 21 juin.

En 1955, les conditions météorologiques furent très différentes de celles de 1954 : le temps fut très froid et pluvieux pendant toute la période de la formation de l'épi et de maturation du grain. Il est probable que certaines particularités constatées dans les différentes variations des formes azotées sont imputables à ces mauvaises conditions de culture.

Résultats.

Les résultats obtenus sont indiqués dans les tableaux XVI et XVII et les courbes représentatives sur les figures 14, 15 et 16.

TABLEAU XVI

Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg) au cours de la formation de l'épi.

Résultats calculés pour 10 épis. Plantes N₀

	21/6/55	24/6/55	27/6/55	30/6/55	2/7/55	4/7/55	6/7/55	8/7/55	11/7/55	13/7/55	15/7/55	18/7/55
			Anthere				Grain laiteux			Jauniss.		Gr. dur
Pds subst. fraîche	1 645	1 275	136	149	169	175	177	227	233	217	230	233
Pds subst. sèche	56	545	456	470	490	511	524	739	815	745	842	811
Teneur en eau p. 100 part. subst. sèche	270		235	215	290	242	238	196	185	192	174	176
N protéique	26	30	55,4	55,5	71,5	65	82	87,2	109	110	112	112
N ds amides ind.	19	0	2,4	0,5	3,4	3,4	1,0	2,5	0,8	2,4	1,2	0,5
N ds amides totales	51	30,2	57,8	47	75,0	68,8	3,6	7,5	5,6	7,2	6,6	9,5
N de l'asparagine	25	15,2	27	4,2	3,6	5,7	2,6	5,0	4,8	4,8	5,4	6,6
N ds amino-acides	30	15,7	11,3	13,8	16,2	21,6	26,1	22,9	21,7	23,8	23,0	16,4
N pte phosph. tungst.	0	4,8	0	0	0	2,1	6,2	3,3	3,9	9,0	0	4,5
N org. soluble	14,6	23,8	26,5	36,4	46,4	55,1	37,4	41,5	47,0	48,1	43,7	43,4
N org. total	99,6	25,8	76,9	93,9	108,4	96,1	118,1	126,7	156,9	156,1	155,7	155,1
N ammoniacal	69	1,1	1,4	1,3	1,5	1,2	1,6	2,5	2,6	2,7	2,1	2,1
N nitrique	29	2,4	3,7	3,9	3,1	6,4	2,7	4,8	3,1	5,2	5,2	5,2
N total	178	36,6	11,6	43,6	41,5	41,6	41,7	48	54	56	52	51
N soluble	95,5	26,0	85,0	99,1	113,0	106,6	123,7	135,2	103	166	164	163
N protéique												
R. : N org. soluble	1,62	1,52	2,50	1,44	1,94	1,94	2,2	2,1	2,3	2,3	2,5	2,6

TABLEAU XVII

Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes avoïées (en mg)
au cours de la formation de l'épi.

Résultats calculés pour 10 épis. Plantes N₁

	21/6/55	24/6/55	30/6/55	2/7/55	4/7/55	6/7/55	8/7/55	11/7/55	13/7/55	Jauniss.	18/7/55	Gr. dur
Pds subst. fraîche	110	137	172	171	109	172	223	238	212	240	216	257
Pds subst. sèche	114	375	49	505	585	58	785	848	951	102	106	113
Teneur eau pour 100 parties subst. sèche	208		255	235	210	200	172	192	141	139	132	123
✓ protéique	67,3	60,6	76,2	67,2	75,0	80,5	120	120	143,8	156	176	182
✓ amides inst.	3,4	9,0	0	5,0	1,6	3,7	2,1	1,8	2,4	4,8	1,8	0
✓ amides tot.	4,8	18	5,0	8,1	6,5	7,5	7,5	9,0	6,0	8,1	7,5	2,1
✓ aspartique	1,4	3,0	5,0	5,5	1,7	3,6	5,1	7,2	3,6	3,8	5,5	2,4
✓ amino-ac.	23,4	12,0	25,2	18,6	29,5	11,0	39,1	27,0	20,7	17,4	19,0	16,2
✓ ac. phos. inest.	0	0	0,1	2,0	0	0	0,6	4,5	1,8	2,4	7,2	5,1
✓ org. soluble	8,0	27,1	38,1	45,0	37,0	54,6	68,6	51,6	10,0	19,4	36,8	38,6
✓ org. total	98,7	87,7	114,6	112,2	112,9	111,1	188,6	174,6	183,8	208,4	216,2	217,6
✓ ammoniacal	0,85	1,4	2,1	1,8	1,8	1,2	2,0	2,7	3,5	2,4	3,7	2,1
✓ nitrique	4,8	3,2	4,0	3,2	8,3	4,1	2,0	5,7	3,7	4,2	4,8	2,8
✓ soluble total	33,0	32	46,8	50,0	48,0	60	73,5	63	47	56	43,5	40
✓ total	100,0	92,6	121,0	117,2	123,0	110,5	193,5	183	196,8	212	210,5	222
R. : N protéique	5,1		1,08	1,5	1,08	1,6	1,75	2,2	3,6	3,2	4,85	5,1
R. : N org. sol.												

VARIATIONS DU POIDS DE SUBSTANCE SÈCHE ET DE LA TENEUR EN EAU

Les épis des plantes N_1 sont toujours plus riches en substance sèche que ceux des plantes N_0 aux différentes périodes. De plus, l'augmentation de poids a lieu jusqu'à la fin de l'expérience, alors qu'avec les plantes N_0 une légère diminution se remarque quinze jours avant le jaunissement complet.

La teneur en eau des épis est toujours plus élevée pour les plantes N_0 et elle diminue plus lentement lors de la maturité que pour les plantes N_1 . La déshydratation des épis de ces dernières se poursuit très régulièrement jusqu'à la fin de l'expérience.

Dans les deux cas, l'amplitude des variations de la teneur en eau est beaucoup plus faible que dans l'expérience précédente. Les conditions climatiques défavorables, le temps très pluvieux et froid, en sont vraisemblablement responsables.

VARIATIONS DES FORMES AZOTÉES

N PROTÉIQUE : (fig. 14).

Dans la première période se remarque une légère protéolyse, comparable à celle qui a été observée lors de l'expérience précédente.

Dès l'anthèse, la protéogénèse est dominante, avec une amplitude comparable dans les deux lots de plantes.

Cependant, il existe une grande différence à propos des teneurs en azote protéique entre les deux types. En effet, si les plantes se comportent toutes de la même façon jusqu'à ce que les épis aient atteint leur taille définitive, les plantes N_0 présentent ensuite une grande stabilité de leur teneur en N protéique alors que les plantes N_1 s'enrichissent encore en protéines d'une manière considérable.

L'augmentation continue de l'azote protéique dans les plantes N_1 est liée également au fait qu'elles restent vertes plus longtemps, l'apport d'azote tardif favorisant la poursuite d'un développement des organes végétatifs.

N ORGANIQUE SOLUBLE

Le sens des variations de l'N organique soluble est différent si l'on compare les deux catégories de plantes.

Les plantes N_0 sont aussi riches que les plantes N_1 avant l'anthèse. Ensuite, leurs quantités d'azote organique soluble augmentent avec quelques fluctuations jusqu'au jaunissement de l'épi mais dans des proportions aussi importantes, puis les quantités ne varient plus jusqu'à la maturité du grain.

Chez les plantes N_1 les quantités d'azote organique soluble augmentent plus rapidement et atteignent leur maximum au début du jaunissement de l'épi quand le grain est devenu laiteux.

Les valeurs du rapport $\frac{N \text{ protéique}}{N \text{ org. soluble}}$ rendent compte de la vitesse

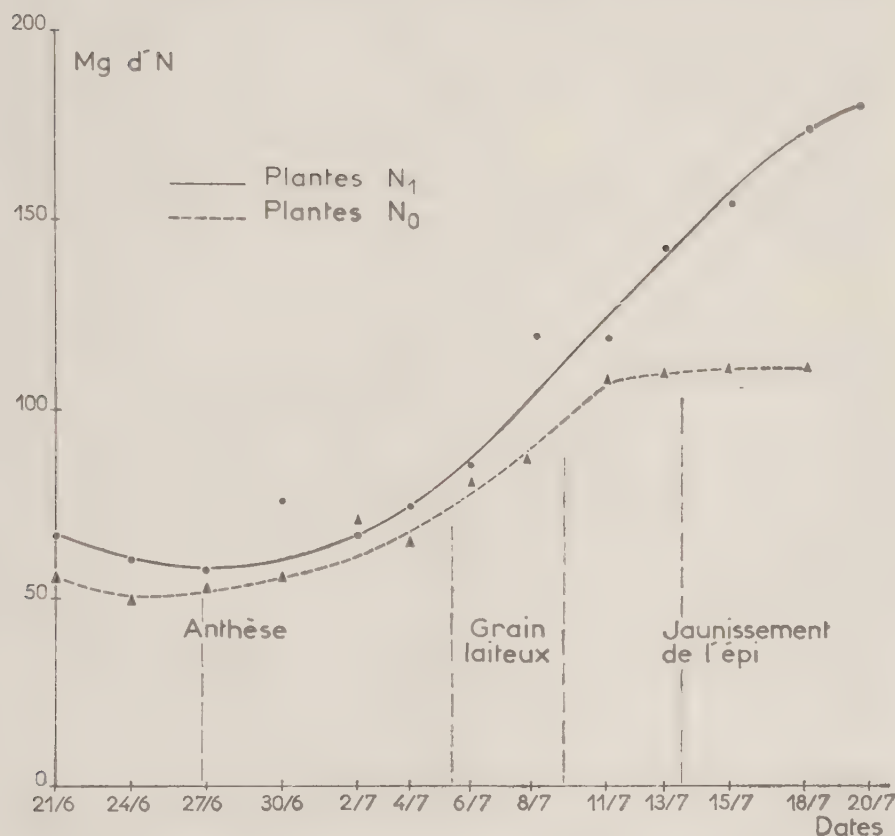


FIG. 14. — Variations de l'N protéique au cours de la maturation de l'épi d'orge (2^e exp.). Plantes N_1 et N_0 . En mg d'N pour 10 épis.

relative de la protéogénèse comparée à la vitesse globale de l'apport d'N soluble. Ce rapport est peu variable dans les épis des plantes N_0 . Ses variations sont de plus grande amplitude dans les plantes N_1 . Des valeurs très élevées s'observent dans la dernière période végétative. La condensation des substances azotées solubles et l'accumulation des protéines est alors très active alors que la synthèse de ces substances solubles à partir de l'alimentation minérale est déjà très ralentie dans les tissus sénescents de la plante.

N DU PRÉCIPITÉ PHOSPHOTUNGSTIQUE

Contrairement aux résultats obtenus en 1954, les variations observées pour les formes azotées précipitables par l'acide phosphotungstique sont peu importantes dans les deux cas. On observe deux maximums, l'un lorsque le grain est laiteux et l'autre lorsqu'il est dur.

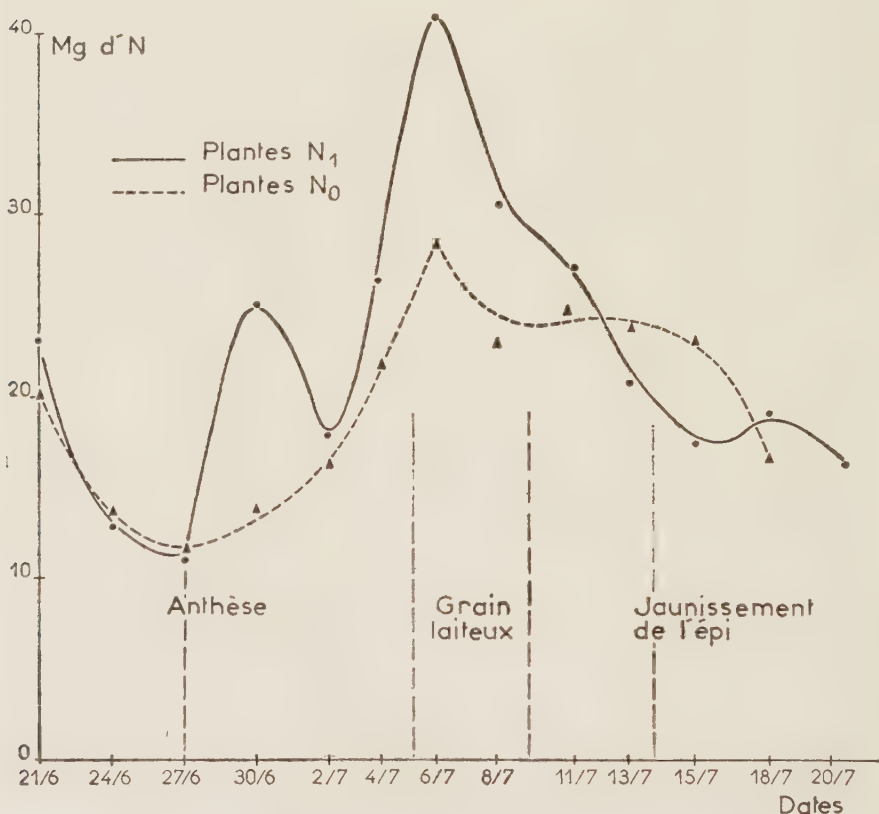


FIG. 15. — Variations de l'N des amino-acides au cours de la maturation de l'épi d'Orge (2^e exp.). Plantes N_1 et N_0 . En mg d'N pour 10 épis.

N DES AMINO-ACIDES (fig. 15).

Dans les deux cas, on observe une diminution de 50 p. 100 de l'N des amino-acides pendant la période qui précède l'anthèse. Il est probable qu'une partie des amino-acides émigre dans les organes sous-jacents, puisque l'N protéique diminue également pendant cette période, ou bien dans les barbes. Celles-ci sont en effet le siège d'une protéogénèse importante pendant cette période de la vie de l'épi (voir plus loin).

Pendant la deuxième période, s'étendant de l'anthèse au moment où

l'intérieur du grain qui a atteint son volume normal devient laiteux, les quantités d'acides aminés augmentent de façon régulière pour les plantes N_0 . Il en est de même pour les plantes N_1 , le maximum atteint étant beaucoup plus élevé.

Pendant la troisième période, une diminution régulière de l'azote des acides aminés est observée. Cette période correspond essentiellement à la condensation dans les protéines.

En résumé, pour les acides aminés, les trois périodes végétatives se traduisent par des variations de même sens, que les plantes aient ou non reçu un apport d'engrais azoté. L'amplitude des variations est seulement plus grande après cet apport.

Les résultats de l'analyse des différents acides aminés séparés par chromatographie sur papier, seront exposés en détail à la fin du chapitre.

N DES AMIDES

L'N des amides présente des variations très différentes suivant que l'on s'adresse aux plantes ayant reçu ou non de l'azote.

Pour les plantes N_1 , une augmentation importante s'observe depuis le premier prélèvement jusqu'à celui qui succède à l'anthèse. Cette augmentation peut provenir d'une oxydation partielle des acides aminés libérés lors de la légère protéolyse constatée au début de cette période.

Ensuite, les teneurs en amides restent à peu près constantes jusqu'à ce que l'intérieur du grain prenne un aspect laiteux, puis diminuent jusqu'à la fin de l'expérience.

La glutamine est en quantité appréciable : elle peut représenter jusqu'à 50 p. 100 des amides totales.

Pour les plantes N_0 , les quantités d'amides augmentent de la même façon quoique plus faiblement depuis le début de l'expérience jusqu'à l'anthèse, puis elles diminuent lorsque les grains sont à l'état laiteux. Elles s'élèvent à nouveau jusqu'au dernier prélèvement. Cette dernière augmentation correspond alors à la diminution de la quantité des acides aminés.

La glutamine est également présente en quantité appréciable.

N ORGANIQUE TOTAL.

Malgré toutes les fluctuations observées à propos des formes azotées organiques solubles, les variations de l'N organique total reproduisent assez fidèlement celles de l'N protéique. On y retrouve les caractéristiques des trois périodes végétatives observées dans l'expérience précédente avec une diminution avant l'anthèse, puis une augmentation régulière jusqu'au jaunissement de l'épi.

Pour les plantes N_0 , n'ayant pas reçu d'azote, le maximum d'N organique total est atteint rapidement. L'augmentation se prolonge pour les plantes N_1 après l'apport d'engrais azoté, la condensation des protéines se poursuivant alors dans les organes maintenus à l'état de vie active.

N MINÉRAL

L'N ammoniacal présente des valeurs du même ordre dans les deux cas et une certaine constance pendant toute la durée de l'expérience, que les plantes aient reçu ou non un apport d'azote.

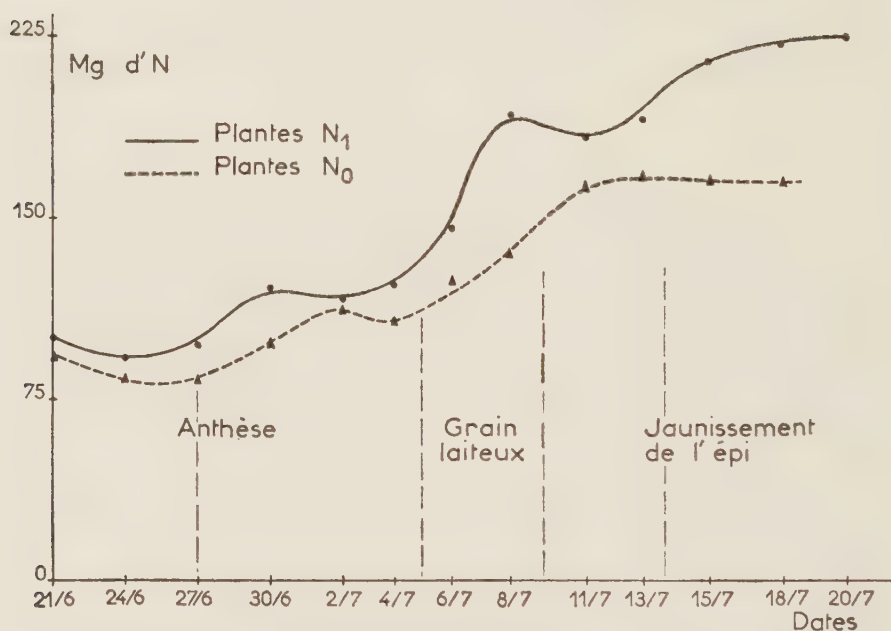


FIG. 16. — Variations de l'N total au cours de la maturation de l'épi d'Orge (2^e exp.). Plantes N_1 et N_0 . En mg d'N pour 10 épis.

L'N nitrique est moins abondant dans les plantes N_0 que dans les plantes N_1 pendant les deux premières périodes végétatives. Ensuite, ces variations sont plus irrégulières, de fortes pluies ayant troublé l'absorption des substances solubles du sol.

N TOTAL (fig. 16).

Les mêmes observations que pour l'N organique total peuvent être faites. Une diminution légère se manifeste jusqu'à l'anthèse, puis une augmentation régulière intervient jusqu'au moment où l'intérieur du grain est laiteux.

Pour N_0 , les quantités ne varient plus jusqu'à la fin de l'expérience. Pour N_1 , au contraire, les teneurs en N total continuent à croître jusqu'à la fin de l'expérience, avec une vitesse un peu plus faible que pendant la deuxième période végétative.

CONCLUSIONS

Les observations que l'on peut tirer de cette expérience sont les suivantes :

Chez les plantes n'ayant pas reçu d'apport tardif d'azote, ou plantes N_0 , on retrouve parfaitement les trois périodes végétatives observées dans la première expérience, quoique plus atténuées en amplitude.

A une légère protéolyse avant l'anthesis, fait suite une protéogénèse, jusqu'à ce que dans l'épi jaunissant le contenu du grain prenne un aspect laiteux, puis une stabilité de l'N protéique s'établit jusqu'à la maturité du grain, tandis que l'azote soluble diminue.

Chez les plantes ayant reçu un apport d'azote lors de l'épiaison, les deux premières périodes sont les mêmes avec seulement plus d'amplitude dans les variations de la vitesse de la protéogénèse caractéristique de la deuxième période. Par contre, l'augmentation de la quantité d'N protéique se prolonge jusqu'à la maturité du grain. En même temps, l'apport d'azote favorise la prolongation de l'activité des organes végétatifs qui restent verts plus longtemps. L'augmentation de leurs poids de substance sèche est alors sensible, l'équilibre minéral étant maintenu pendant une plus longue durée (CARLES et coll., 1957).

PERCIVAL (1921) et CARLES et coll. (1955) ont indiqué également que chez le Blé, l'épi est construit embryologiquement vers la fin du tallage et se développe à la fin de la montaison. De ce fait, seul l'apport d'azote tardif à la fin de la montaison augmente le taux protéique du grain ainsi que la teneur en substance sèche.

Les résultats obtenus montrent que cette observation s'applique également à l'Orge.

Examen de la répartition des substances azotées dans les différentes parties de l'épi.

Afin de préciser les variations de métabolisme azoté dont sont l'objet les enveloppes du grain et les parties végétatives de l'épi, l'expérience suivante a été réalisée.

Des épis de plantes cultivées en plein air ont été prélevés et les différentes parties : barbes, glumes et glumelles, et enfin grains, ont été analysées séparément.

Cet examen a été fait à deux périodes. La première se situe quinze jours après l'anthesis, dès qu'il est possible de séparer les grains en tota-

lité sans pertes. La deuxième à la fin du stade du grain laiteux, dès que le grain se déshydrate et commence à durcir.

Les résultats des analyses correspondantes sont réunis dans le tableau XVIII.

Le poids de substance sèche des graines augmente ; par contre, celui des enveloppes diminue légèrement et celui des barbes s'abaisse dans des proportions plus importantes.

En ce qui concerne les substances azotées, les quantités d'N protéique diminuent dans les enveloppes et sont faibles au moment du jaunissement de l'épi.

TABLEAU XVIII

Variations du poids de substance fraîche, du poids de substance sèche (en g) et des formes azotées (en mg).

Résultats calculés pour 10 épis.

	15 jours après anthèse			Grain laiteux, épi jaune courbe		
	Grains	Glumes + glumelles	Barbes	Grains	Glumes + glumelles	Barbes
Poids de subs. fraîche ..	3,98	1,33	5,84	21,4	0,91	1,1
Poids de subs. sèche ...	1,06	0,54	2,20	7,1	0,45	0,75
Teneur en eau p. 100 parties subs. sèche ...	275	146	166	200	104	46,5
N protéique	20	11,5	35,5	110	7,55	5,2
N des amides inst.	0	0	1,0	2,1	0,4	0
N des amides totales ...	1,5	1,3	2,90	5,2	1,3	1,1
N asparagine	1,5	1,3	1,90	3,1	0,9	1,1
N amino-acides	2,5	3,8	4,7	20,7	1,2	1,1
N précipité phos-tung ¹ ..	0	0	0	9,4	0	0
N org. soluble	20,1	13,5	23,5	44	3,0	3,1
N org. total	40,1	24,0	59,0	154	10,5	8,3
N ammoniacal	1,6	0,4	1,0	2,7	0,6	0,3
N nitrique	5,1	2,9	5,0	5,3	1,0	0,4
N soluble total	26,8	16,8	29,5	52	4,6	3,8
N total	46,8	28,3	65	162	12,1	9,0

Dans les barbes, à ce moment, les quantités d'N protéique ainsi que celles de l'N total et de l'N organique soluble sont très faibles, l'N ayant émigré et ayant été utilisé dans la constitution des réserves protéiques des grains.

Dans les glumes et les glumelles, le phénomène est le même, mais avec moins d'amplitude.

Les enveloppes, et les barbes, contiennent donc une réserve azotée importante utilisable très rapidement dans la protéogenèse intense qui a lieu dans le grain.

Le rôle important des barbes dans la physiologie de l'Orge et du Blé a été entrevu par HICKMAN en 1889. Il a indiqué, de plus, que les

Blés barbus qu'il a étudiés ont un rendement plus élevé que les Blés non barbus sur lesquels il expérimentait.

ZOEBL et coll. (1892) trouvent que les barbes de l'Orge sont des organes de forte transpiration dont l'importance est en relation directe avec l'intensité du métabolisme dans l'épi : 67 p. 100 de la transpiration se fait par les barbes.

E. W. SCHULZE en 1913, indique également que les Orges avec barbes transpirent plus que les Orges sans barbes ou ébarbées artificiellement. Le maximum de transpiration est atteint au stade du grain laitueux.

Il a été établi par AUMÜLLER (1921) que les barbes d'Orge possèdent des fonctions d'assimilation importantes et, en 1944, MILLER et coll. étudiant l'action de l'ébarbage partiel ou total chez le Blé, observent dans les deux cas, une diminution du poids de 1 000 grains et une diminution du nombre de grains par épi. Par contre, le poids de cendres du reste de l'épi ne varie pas et le poids des glumes augmente pour certaines variétés après ébarbage, tandis qu'il diminue pour d'autres.

ASANA et coll. (1950) constatent que chez le Blé, en plus des produits résultant de la photosynthèse dans l'épi, les substances migratrices venant des feuilles et des chaumes contribuent substantiellement à la formation des réserves du grain. Il faut même observer que certaines variétés n'ont pratiquement pas d'activité photosynthétique dans l'épi.

Reprenant ces travaux en 1955, les mêmes auteurs mettent en évidence que la contribution photosynthétique de l'épi au grain en formation est en relation, chez le Blé, avec la présence de barbes et la différence du nombre d'épillets pendant la période suivant l'épiaison.

La même année, CARLES indique que, chez le Blé également, les glucides quittent le rachis et les glumes pour émigrer vers le grain en formation au moment du jaunissement de l'épi.

Les résultats indiqués ci-dessus montrent également le rôle important tenu par les enveloppes et principalement par les barbes dans la création des réserves protéiques du grain. Ces parties végétatives constituent des réserves temporaires utilisées au moment de la maturation, réserves qui sont immédiatement mobilisées après hydrolyse, dès que les besoins sont importants, pour constituer les protéines du grain.

Cette hydrolyse des protéines dans les enveloppes des graines n'est pas nécessairement en relation avec la déshydratation. Le comportement de ces enveloppes ne peut être simplement assimilé à celui des feuilles chez qui la protéolyse accompagne la déshydratation lors de la sénescence (PÉTRIE et coll., 1938).

En effet, RAACKE (1957 c) a indiqué que chez *Pisum sativum*, l'hydrolyse des protéines des gousses a lieu alors que la teneur en eau reste constante.

Étude des variations de quelques acides aminés libres au cours de la maturation de l'épi.

Cette étude concerne les principaux amino-acides isolés dans les extraits solubles par chromatographie sur papier et dosés suivant la méthode de THOMPSON et coll. (1951 *a* et *b*).

Les acides aminés dosés sont les suivants : alanine, acide aspartique, acide glutamique, acide γ -aminobutyrique, arginine, sérine, glycine, thréonine, tyrosine, proline, valine, leucine, méthionine.

La cystine, la cystéine, le tryptophane, en raison de leur labilité, n'ont pas été dosés.

La valine correspond en fait à la somme : valine + norvaline ; de même la leucine correspond à la somme : leucine, isoleucine et β -leucine.

Les résultats des dosages sont donnés dans les tableaux XIX et XX pour les plantes N_0 et N_1 de l'expérience faite sans apport d'azote (N_0), ou avec apport de NO_3NH_4 (N_1), à l'épiaison. Les résultats sont exprimés en milligrammes de l'acide aminé étudié pour 10 épis.

Cinq acides aminés sont toujours très abondants. Ce sont : l'alanine, les acides aspartique, glutamique, γ -aminobutyrique, et la sérine. Ils forment ensemble 85 p. 100 de l'N aminé total, l'N aminé des amides étant exclu.

Résultats.

ALANINE

L'alanine dosée est l' α -alanine. La β -alanine est présente assez rarement parmi les acides aminés libres des feuilles ; CHAMPIGNY et coll. (1955) ont signalé son absence à l'état libre dans les feuilles de Blé alors qu'elle est présente dans ces mêmes feuilles dans la fraction polypeptidique.

Dans les deux lots de plantes étudiées, on observe une diminution légère des quantités d'alanine pendant la première période végétative, puis une augmentation rapide pendant la période de protoogenèse active jusqu'au stade du grain laitoux, enfin une diminution qui intervient au cours de la maturation.

Cette dernière diminution correspond, pour une partie au moins, à l'incorporation de l'alanine dans les protéines du grain. Elle est plus rapide chez les plantes N_1 que chez les plantes N_0 .

ACIDE ASPARTIQUE

Dans les deux lots de plantes les variations quantitatives de l'acide aspartique sont similaires. Les quantités les plus élevées sont atteintes au cours de la deuxième période végétative.

La diminution, lors de la maturation, correspond à l'incorporation d'une fraction de l'acide aspartique dans les protéines du grain. Elle est beaucoup plus rapide pour les plantes N_1 que pour les plantes N_0 .

Cependant, dans les protéines spécifiques de l'Orge telles que l'hordéine, on trouve une quantité assez faible d'acide aspartique (1,2 p. 100 de l'N protéique total d'après KLEINSCHMITT, 1907).

Il est probable qu'une grande partie de l'acide aspartique disparu se trouve transformée en acide glutamique. LEONARD et coll. (1947) ont mis en évidence la présence de transaminases dans les épis de Graminées.

ACIDE GLUTAMIQUE

Jusqu'à l'anthèse, les quantités d'acide glutamique libre croissent dans les deux types de plantes N_0 et N_1 . Puis l'on observe une diminution correspondant à l'augmentation importante de l'acide γ -aminobutyrique avant le stade du grain laiteux. A partir de ce stade, les quantités d'acide glutamique augmentent de nouveau. Elles diminuent ensuite jusqu'à la fin de la maturation dans les plantes N_0 et restent à peu près constantes dans les plantes N_1 , l'intégration de l'azote minéral se poursuivant.

Contrairement à l'acide aspartique, l'acide glutamique existe en quantité importante dans l'hordéine qui en renferme environ 38 p. 100 (BLOCK, 1951).

ACIDE γ -AMINOBUTYRIQUE

Cet acide aminé, résultant de la décarboxylation de l'acide glutamique, est celui qui existe en plus grande quantité dans les deux types de plantes.

BEEVERS (1951) a montré dans l'Orge l'existence d'une décarboxylase de l'acide glutamique. Celle-ci permet de comprendre la présence de quantités aussi importantes d'acide γ -aminobutyrique dans les organes étudiés, une partie de l'acide glutamique étant décarboxylée.

Les deux types de plantes se comportent de façon très différente.

Chez les plantes N_1 , les quantités d'acide γ -aminobutyrique sont élevées dès la sortie de l'épi et augmentent rapidement jusqu'au stade du grain laiteux, puis diminuent jusqu'avant le dernier prélèvement pour lequel on observe de nouveau une légère augmentation.

Chez les plantes N_0 , par contre, avant l'anthèse, les quantités sont faibles et n'augmentent qu'à partir de ce moment et jusqu'au stade du grain laiteux. Ensuite, la diminution est de nouveau sensible jusqu'à la maturité du grain.

Il est à noter que l'acide γ -aminobutyrique n'existe pas à l'état combiné dans les protéines mais seulement à l'état libre ou dans la fraction peptidique des organes verts (CHAMPIGNY, 1955 b).

BISERTE et coll. (1950) et SCRIBAN (1951) l'ont identifié dans les acides aminés du moût et du malt d'Orge.

SÉRINE

Les quantités de sérine, faibles dans les deux types de plantes avant l'anthèse augmentent rapidement, présentent un maximum assez élevé au stade du grain laiteux puis diminuent ensuite jusqu'à la fin des prélèvements.

GLYCINE

Les quantités de glycine présentes dans les amino-acides libres sont toujours très faibles.

Il est à remarquer parallèlement que les teneurs en glycine des protéines spécifiques de l'Orge sont très faibles. Dans l'hordéine, par exemple, la glycine n'existe qu'à l'état de traces.

THRÉONINE

La thréonine libre existe toujours en quantités très faibles dans les deux cas. L'apport d'azote sur les plantes N_1 provoque une augmentation légère des quantités de thréonine au stade du grain laiteux.

PROLINE

La proline libre, toujours existante dans les deux types de plantes ne se trouve qu'à l'état de traces. On n'observe pas d'accumulation au stade du grain laiteux.

VALINES

Dans les deux cas, les valines libres existent en quantités assez faibles. Elles atteignent leur maximum au stade du grain laiteux. Ce maximum est un peu plus élevé en quantité pour les plantes N_0 .

LEUCINES

Les quantités de leucines sont toujours faibles chez les plantes N_0 . Elles sont un peu plus élevées chez les plantes N_1 .

MÉTHIONINE

La méthionine présente un maximum dans les deux cas pendant la période de protéogenèse active. Les quantités de méthionine libre sont assez peu différentes dans les deux types de plantes.

CONCLUSIONS

Parmi les acides aminés libres trouvés dans l'épi d'Orge en formation, cinq sont particulièrement abondants.

Ce sont : l'alanine, l'acide aspartique, l'acide glutamique, l'acide γ -aminobutyrique et la sérine.

Ils existent dans les protéines spécifiques de l'Orge en plus ou moins grande quantité, sauf l'acide γ -aminobutyrique qui ne se rencontre que dans les acides aminés libres et dans la fraction peptidique de certains extraits de feuilles.

Les relations existant dans les organes verts, entre l'alanine, l'acide aspartique et l'acide glutamique sont bien connues (VIRTANEN, 1955. STEWART et coll., 1956), ainsi que leur rôle dans les transaminations qui interviennent entre eux et de nombreux acides α -cétoniques (MEISTER, 1954-1955).

Les réactions intéressant la décarboxylation de l'acide glutamique sont connues, mais on ne sait pas, dans les organes verts, de quelle façon a lieu la réaction inverse qui permettrait à l'acide γ -amino-butyrique de participer à la formation de nouvelles molécules d'acide glutamique (CHAMPIGNY et coll., 1958).

Il est probable qu'elle a lieu, comme l'indiquent BESSMAN et coll. (1953) suivant le schéma suivant :

ac. γ -aminobutyrique — ac. cétoglutarique = semi aldéhyde succinique + ac. glutamique.

Les autres acides aminés dosés dans les épis d'Orge, bien qu'existant en quantités faibles par rapport à ceux dont on vient de parler, n'en ont pas moins leur importance propre.

La proline, par exemple, que l'on ne rencontre qu'à l'état de traces dans les acides aminés libres de l'épi d'Orge, existe en quantité très importante (10 p. 100 de l'N) dans la β -globuline extraite des grains de cette Graminée (SAVERBORN et coll., 1944).

Il en est de même pour l'arginine, qui représente 15 p. 100 de l'N aminé dans le grain d'Orge (YEMM et coll., 1953).

L'influence de l'apport azoté minéral lors de l'épiaison se fait sentir essentiellement sur les quantités d'acides aminés libres depuis l'anthèse jusqu'au stade du grain laitieux. Après ce stade, les différences sont moins sensibles.

Les résultats obtenus soulignent la variabilité de la teneur en différents amino-acides libres au cours de la maturation de l'épi.

Ils ne traduisent qu'un aspect de la vitesse de leur synthèse et de la vitesse de la synthèse des protéines.

Lors d'une protéogenèse dominante, ils ne représentent que l'excédent des amino-acides, dont l'élaboration est rapide et la stabilité rela-

tivement élevée, par rapport au stock total des amino-acides requis dans la condensation en molécules protéiques (CHAMPIGNY, 1955 *a*, 1957, 1958).

L'apport d'azote minéral accélère la formation de certains d'entre eux : l'acide aspartique, l'acide glutamique, l'acide γ -aminobutyrique et l'alanine, qui constituent alors les formes d'accumulation transitoires d'N aminé avant qu'une diversification plus prononcée des amino-acides ne permette d'élever le taux d'accumulation des protéines dans les grains.

L'étude de la composition en amino-acides des protéines de l'Orge cultivée en présence de différents modes d'apport d'engrais azotés, permettrait peut-être de mettre en évidence les exigences de cette accumulation.

CONCLUSION

Les observations que l'on peut tirer de cette étude relative à la physiologie des substances azotées chez l'Orge sont les suivantes :

A. — Au cours de la germination, l'influence de la température intervient essentiellement dans la vitesse d'imbibition des tissus, dans la vitesse et le degré de l'hydrolyse des réserves protéiques de l'albumen ainsi que dans la vitesse de la protéogénèse réalisée dans les organes axiaux.

A 6°C, l'hydratation des tissus se fait lentement ; il en est de même de l'hydrolyse des protéines (3 p. 100 seulement des protéines sont hydrolysées au bout de 48 heures), l'oxydation des amino-acides et la formation d'amides, glutamine et asparagine, sont peu intenses et très fugaces. Les quantités d'amides existant à l'état libre proviennent essentiellement de l'hydrolyse des protéines.

A la température plus élevée de 12°C, qui est très voisine de celles réalisées dans les conditions qui président à la germination des Orges de printemps, l'imbibition des tissus est plus rapide, la vitesse d'hydrolyse est plus grande et atteint rapidement sa valeur maximum. En 48 heures, 13 p. 100 des réserves protéiques sont hydrolysées et la protéogénèse débute dans les organes axiaux. Les oxydations sont peu importantes dans l'albumen, leur intensité prend toute sa valeur dans la jeune plantule lieu de respiration intense.

A une température encore plus élevée, 25°C, l'imbibition est encore plus rapide. La protéolyse est déjà importante 6 heures après la mise en germination. Après 48 heures, la protéolyse a transformé en substances azotées solubles 36 p. 100 des réserves protéiques de l'albumen.

La protéogénèse dans les organes axiaux est également visible alors, elle atteint très rapidement une vitesse égale et même supérieure à celle de la protéolyse qui se ralentit dans l'albumen à mesure que la germination se déroule.

L'oxydation des amino-acides dans l'albumen, un peu plus intense qu'à 12°C, est cependant assez faible. Elle se manifeste au début de la germination en même temps que l'on observe une libération d'amides dans l'hydrolyse des protéines. Par contre, dans la jeune plantule, les oxydations sont importantes et les teneurs en amides élevées.

Dans la germination de l'Orge à l'obscurité et à différentes températures, on observe donc les faits suivants :

L'imbibition de la graine est d'autant plus rapide que la température est élevée, dans les limites étudiées.

La vitesse et l'intensité des hydrolyses dans l'albumen augmentent avec la température, ainsi que la vitesse de la protéogenèse dans les organes axiaux.

Par contre, l'intensité des oxydations génératrices d'amides dans les grains d'Orge riches en glucides et relativement pauvres en protides est faible quelle que soit la température considérée. Les amides libérées dans l'albumen sont dues essentiellement à l'hydrolyse des protéines. Dans les organes axiaux, par contre, les teneurs en amides sont élevées et leurs valeurs sont liées à l'augmentation de l'intensité des oxydations respiratoires qui suit l'élévation de la température.

B. — Au cours du développement des organes végétatifs, après une période stationnaire qui correspond à l'utilisation des réserves protéiques du grain, la protéogenèse dans la jeune talle s'accélère à la suite de l'allongement des racines. Dans celles-ci, l'absorption des nitrates est plus rapide que leur réduction, il en résulte une accumulation transitoire. Par contre, dans les parties aériennes, la réduction des nitrates est presque immédiate et ils tendent à disparaître.

La protéogenèse atteint sa vitesse maximum quand la plante a environ 20 centimètres de hauteur. Les oxydations respiratoires touchent peu les protides, le métabolisme des amides ne subit pas de variations sensibles.

L'apport d'azote minéral, nitrique ou ammoniacal, à ce stade de végétation, est suivi de l'augmentation des quantités d'azote protéique. L'ion NH_4 est plus rapidement assimilé et provoque une augmentation de la teneur en asparagine, forme essentielle de « neutralisation » de l'ammoniaque chez l'Orge.

Au cours de la montaison, les feuilles étagées sur le chaume présentent un comportement différent entre elles, leur physiologie est liée étroitement aux conditions écologiques de leur développement.

D'une manière générale, la protéogenèse y est dominante (période juvénile) tant qu'elles n'ont pas atteint leur taille maximum (période adulte). Ensuite, l'hydrolyse des protéines intervient lentement et les produits qui en résultent, amino-acides et amides, émigrent vers les parties plus élevées de la plante et en particulier vers l'épi en formation (période de sénescence).

Si l'on considère les différentes feuilles, en allant de la base au sommet, on observe une succession dans le temps dans la réalisation de l'équilibre entre la protéogenèse et la protéolyse. On observe également, et en relation avec les conditions écologiques différentes pour chacune d'entre elles, un raccourcissement de la durée de leur développement à mesure que l'on s'approche de l'épanouissement de l'épi. Les feuilles n'atteignent pas la même taille, les plus grandes sont celles du milieu pour lesquelles les conditions de végétation sont les plus favorables. Pour celles-ci, l'am-

plitude des variations protidiques est à la fois plus grande et plus régulière.

Les feuilles du sommet croissent très vite et sont rapidement arrêtées dans leur développement lors de la croissance de l'épi dont la formation détourne la majeure partie des protides solubles venant des autres organes de la plante.

C. — Après le dégagement de l'épi et pendant toute la période de formation et de maturation du grain, on peut distinguer trois périodes principales :

a) La première se situe avant la floraison. Le rachis, les glumes et les glumelles, qui se sont préalablement développés au cours de la montaison, se comportent comme des feuilles sénescentes.

La protéolyse y domine. Les quantités d'amides présentes proviennent en majeure partie directement de l'hydrolyse des protéines. Les amino-acides libérés lors de cette hydrolyse sont transportés avec les amides dans les feuilles situées immédiatement sous l'épi et dans les barbes.

b) La deuxième période débute avec la floraison et se termine au stade du grain laiteux. La protéogénèse domine alors dans l'épi, elle se situe aussi bien dans les enveloppes du grain que dans le grain lui-même. Les quantités d'azote protéique augmentent régulièrement jusqu'au stade du grain laiteux.

Au cours de cette période, les amino-acides libérés par l'hydrolyse des protéines dans les chaumes et les feuilles fournissent une partie importante sinon la totalité des matériaux utilisés dans la protéogénèse propre à l'épi. Dans ce dernier, les amino-acides les plus abondants sont : l'alanine, l'acide aspartique, l'acide glutamique, l'acide γ -aminobutyrique et la sérine. Ils représentent plus de 85 p. 100 de l'N aminé libre.

Les autres amino-acides, glycine, thréonine, arginine, proline, valines, leucines et méthionine, sont toujours en faible quantité ainsi que les amides. Tous ces amino-acides constituent une réserve transitoire de substances organiques azotées dans la protéogénèse réalisée dans le grain.

c) La troisième période débute après le stade du grain laiteux, le grain ayant atteint sa taille maximum. La protéogénèse cesse rapidement et les quantités d'azote protéique se stabilisent. Les quantités des amino-acides et des amides libres diminuent.

Un apport mixte d'azote nitrique et ammoniacal lors de l'épiaison prolonge la durée de la protéogénèse. L'enrichissement en azote protéique n'est pas le fait d'une augmentation de la vitesse même de la protéogénèse mais bien de sa prolongation qui accompagne celle de la vie active des organes végétatifs. Ceux-ci peuvent alors assurer pendant une plus longue durée l'alimentation en azote organique des grains en formation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBAUM (H. G.) et COHEN (P. P.). — Transamination and protein synthesis in germinating Oat seedlings. *Journ. biol. chem.*, **149**, 19-27, 1943.
- ASANA (R. D.) et MANI (V. S.). — Studies in physiological analysis of yield. I. Varietal differences in photosynthesis in the Leaf, Stem and Ear of Wheat. *Physiol. Plantarum*, **3**, 22-39, 1950.
- ASANA (R. D.) et MANI (V. S.). — Studies in physiological analysis of yield. II. Further observations on varietal differences in photosynthesis in the Leaf, Stem and Ear of Wheat. *Physiol. Plantarum*, **8**, 8-19, 1955.
- AUMÜLLER (F.). — Die Bedeutung der Gerstengrannen. *Illus. Landw. Ztg.*, **41**, 273-274, 1921.
- BACH D.). — Le dosage de l'ammoniaque par entraînement à la vapeur d'eau dans le vide. *Bull. Sc. Pharmacol.*, **39**, 607-614, 1932.
- BACH D.). — Le dosage de l'azote nitrique par la méthode de Dewarda. Application aux milieux biologiques. *Bull. Sc. Pharmacol.*, **40**, 459-469, 1933.
- BESSMAN (S. P.), ROSSEN (J.) et LAYNE (E. C.). — γ -Aminobutyric acid-glutamic acid transamination in Brain. *Journ. biol. chem.*, **201**, 385-391, 1953.
- BEEVERS (H.). — An L-glutamic acid decarboxylase from Barley. *Bioch. Journ.*, **48**, 132-137, 1951.
- BISERTE (G.) et SCRIBAN (R.). — Les protides de l'Orge. *Bull. soc. chim. biol.*, **32**, 959-968, 1950.
- BLOCK (R. J.). — Some amino-acids, peptides and amines in milk, concentrated milks, and cheese. *Journ. Dairy Sc.*, **34**, 1-10, 1951.
- BOULANGER (P.), DEWEZ (A.) et CATTEAU (A.). — Étude sur les peptides urinaires. I. Méthode de dosage. *Bull. soc. chim. biol.*, **24**, 237-240, 1942.
- BOULANGER (P.). — Étude sur les peptides urinaires. II. Méthode de dosage. Interprétation des résultats. *Bull. soc. chim. biol.*, **25**, 317-322, 1943.
- BOULANGER (P.) et BISERTE (G.). — Chromatographie sur papier des acides aminés et polypeptides dans les liquides biologiques. Modifications techniques et résultats nouveaux sur plasma sanguin. *Bull. soc. chim. biol.*, **33**, 1930-1939, 1951.
- BRUNEL (A.) et ÉCHEVIN (R.). — La présence, l'origine et le rôle physiologique des uréides glyoxyliques dans les germinations de *Soja hispida*. *Mnch. Rev. gén. bot.*, **50**, 73-93, 1938.
- CARLES (J.). — Les glucides du Blé. *C. R. Ac. Sc. Paris*, **241**, 1329-1331, 1955.
- CARLES (J.), SOUBIES (L.) et GADET (R.). — De l'importance de la date de fourniture des engrais azotés au Blé. *C. R. Ac. Sc. Paris*, **240**, 1457-1459, 1955.
- CARLES (J.), SOUBIES (L.) et GADET (R.). — La nutrition azotée de l'épi de Maïs. *C. R. Ac. Sc. Paris*, **242**, 808-810, 1956.
- CARLES (J.), SOUBIES (L.) et GADET (R.). — Influence d'une fourniture plus ou moins abondante d'engrais azoté sur la pénétration et la migration des éléments minéraux chez le Maïs. *C. R. Ac. Agri. Fr.*, **43**, 536-544, 1957.
- CHAMPIGNY (M. L.). — Métabolisme azoté et acides aminés des feuilles de *Bryophyllum Daigremontianum* Berger. *Biochemie der Kulturpflanzen*. Gatersleben, 1955 a.

- CHAMPIGNY (M. L.). — Les acides aminés libres, les acides aminés des peptides et des protéines dans les feuilles de *Bryophyllum Daigremontianum* Berger. *C. R. Ac. Sc. Paris*, **240**, 1257-1259, 1955 b.
- CHAMPIGNY (M. L.). — Formation des amino-acides au cours de la photosynthèse. *II^e Colloque Int. sur la qualité végétale*. Paris, avril 1957, 1957.
- CHAMPIGNY (M. L.). — Étude du métabolisme de l'acide glutamique dans les feuilles et les racines de *Bryophyllum Daigremontianum* Berger à l'aide de l'acide 1 et d'acide 3.4 C¹⁴. *C. R. Ac. Sc. Paris*, **246**, 626-629, 1958.
- CHAMPIGNY (M. L.) et LIORET (Cl.). — Sur la présence de β alanine dans les tissus des plantes supérieures. *Experientia*, **11**, 354-355, 1955.
- CHAMPIGNY (M. L.) et LIORET (Cl.). — Utilisation de l'acide glutamique par des tissus et organes de plantes supérieures. *Comm. Soc. fr. Phys. vég.*, 15 février 1958.
- CHIBNALL (A. C.). — Protein metabolism in the plant. *Yale University Press, New Haven*, 1939.
- CHIBNALL (A. C.) et WESTALL (R. G.). — The estimation of glutamine in the presence of asparagine. *Bioch. Journ.*, **26**, 122-132, 1932.
- COHEN (P. P.). — Transamination with purified enzyme preparations. *Journ. biol. chem.*, **136**, 565-584, 1940.
- Coïc (Y.). — L'apport à dose normale et à une époque favorable d'engrais azotés immédiatement assimilables peut provoquer ultérieurement un besoin supplémentaire d'azote. *C. R. Ac. Agri. Fr.*, **35**, 79-82, 1949 a.
- Coïc (Y.). — Action des engrais azotés répandus à la floraison sur l'activité assimilatrice des organes chlorophylliens du Blé d'hiver. *C. R. Ac. Agri. Fr.*, **35**, 175-177, 1949 b.
- Coïc (Y.). — La nutrition et la fertilisation azotées du Blé d'hiver. *Bull. des Engrais*, **349**, 1953.
- Coïc (Y.). — Que pouvons-nous espérer de la fertilisation azotée semi-tardive du Blé d'hiver? *C. R. Ac. Agri. Fr.*, **40**, 214-218, 1954.
- Coïc (Y.). — La nutrition et la fertilisation du Blé d'hiver. I. Les besoins en azote du Blé d'hiver. Conséquences agronomiques. *Ann. Agro. I. N. R. A.*, 115-131, 1956.
- CONSDEN (R.) et GORDON (A. H.). — Effects of salts on partition chromatograms. *Nature*, Londres, **162**, 180-181, 1948.
- DAVID (R.) et SECHET (J.). — L'influence de la printanisation sur les composés azotés de l'Orge d'hiver. *C. R. soc. biol.*, **141**, 459-460, 1947.
- DE GRAEVE (P.). — Évolution de l'azote purique au cours de la germination. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, **204**, 445-447, 1937.
- DELAUNAY (H.). — Recherches biochimiques sur l'excrétion azotée des Invertébrés. *Th. Doc. sc. nat.*, Paris, 1927.
- DENT (C. E.). — A Study of the behavior of some sixty amino-acids and other ninhydrin-reacting substances on Phenol. « Collidine » filter paper chromatograms, with notes as to the occurrence of some of them in biological fluids. *Bioch. Journ.*, **43**, 169-180, 1948.
- DOMMERGUES (P.). — Action de la Colchicine sur l'Orge cultivée. *Ann. Amél. I. N. R. A.*, **1**, 295-331, 1951.
- DUCET (G.). — Étude des variations des différentes formes de la choline au cours de la croissance de quelques végétaux. *Thèse Doc. sc. Nat.*, Paris, 1949.
- DUMAZERT (C.) et MARCELET (Y.). — Sur un nouveau catalyseur de minéralisation. *Bull. soc. chim. biol.*, **20**, 201-212, 1938.
- DUPERON (R.). — Influence de la vernalisation sur le métabolisme. *Th. Doc. sc. Nat.*, Paris, 1951.
- ÉCHEVIN (R.) et BRUNEL (A.). — Uréides et urée libre, dégradation des purines chez le *Soja hispida* Mnch. *C. R. Ac. Sc. Paris*, **205**, 294-296, 1937.
- GOUWENTAK (C. A.). — Untersuchungen über den N-Stoffwechsel bei *Helianthus annuus* L. *Amsterdam. J. H. de Bussy édit.*, 1929.

- GREGORY (F. G.) et SEN (P. K.). — Physiological studies in plant nutrition. VI. The relation of respiration rate to the carbohydrate and nitrogen metabolism of the Barbey leaf as determined by nitrogen and potassium deficiency. *Ann. Bot. n. s.*, **1**, 521-561, 1937.
- HEDIN (L.) et LEFEBVRE (J. M.). — Recherches sur la caractérisation chimique d'espèces ou de variétés de plantes fourragères et prairiales. *Ann. Amél. I. N. R. A.*, **1**, 55-98, 1952.
- HICKMANN (J. F.). — Comparative test of varieties of wheat. *Ohio. Agric. Exp. Sta.*, **2**, 121-132, 1889.
- JONARD (P.). — Les blés tendres cultivés en France. (*Triticum Vulgare* Vill.). *I. N. R. A.*, Paris, 1951.
- KENDRICK (A. B.) et HANKE (M. E.). — The use of iodure and other modifications in the Van Slyke manometric amino-nitrogen method. *Journ. biol. chem.*, **117**, 161-174, 1937.
- KLEINSCHMITT (A.). — Hydrolyse des Hordeins. *Ztschr. f. physiol. chem.*, **54**, 110-118, 1907.
- LÉONARD (M. J. K.) et BURRIS (R. H.). — A survey of transaminases in plants. *Journ. biol. chem.*, **170**, 701-709, 1947.
- LUGG (J. W. H.). — The representativeness of extracted samples and the efficiency of extraction of protein from the fresh leaves of plants ; and some partial analyses of the whole proteins of leaves. *Bioch. Journ.*, **33**, 110-122, 1939.
- Mac COY (T. A.), SUBLETT (T.) et DOBS VERGIL (W.). — The relation of the amino-acid composition to the development of Oats. *Plant. Phys.*, **28**, 77-87, 1953.
- MASKELL (E. J.) et MASON (T. G.). — Studies on the transport of nitrogenous substances in the cotton plant. II. Observation on concentration gradients. *Ann. bot.*, **43**, 615-652, 1929.
- MASKELL (E. J.) et MASON (T. G.). — Studies on the transport of nitrogenous substances in the cotton plant. V. Movement to the boll. *Ann. bot.*, **44**, 657-688, 1930.
- MEISS (A. N.). — The formation of asparagine in etiolated seedlings of *Lupinus albus* L. *Connecticut Agri. Sta.*, **553**, 1952.
- MEISTER (A. L.). — Enzymatic transfer of α -amino-group. *Science*, **120**, 43-50, 1954.
- MEISTER (A. L.). — Transamination in amino-acid metabolism. *Feeder. Proc. U. S. A.*, **14**, 683-689, 1955.
- MET (M.). — Étude de la respiration du Blé au cours d'une germination normale et pendant le traitement de vernalisation. *Rev. gén. bot.*, **57**, 429-451, 1950.
- MILLER (E. C.), GAUCH (H. G.) et GRIES (G. A.). — A study of the morphological nature and physiological functions of the Awns of winter wheats. *Kansas Agric. Exp. Sta.*, **57**, 1-83, 1944.
- MOTHES (K.). — Die Vakuuminfiltration im Ernährungsversuch (dargestellt an Untersuchungen über die Assimilation des Ammoniaks). *Planta*, **19**, 117-138, 1933.
- MOYSE (A.). — Respiration et métabolisme azoté. (Étude de physiologie foliaire). Hermann et C^{ie}, éd., Paris, 1950.
- MOYSE (A.). — Le métabolisme protidique des plantes (2^e partie). *Année biol.*, **27**, 581-650, 1951.
- OPARIN (A. I.) et GELMAN (N.). — Formation of purin bases in germinating wheat seeds. *C. R. Ac. Sc. S. S. S. R.*, **54**, 43-46, 1946.
- PAECH (K.). — Ueber die Regulation des Eiweissumsatzes und über den Zustand der proteolytischen Fermente in der Pflanzen. *Planta*, **24**, 78-129, 1935.
- PALLADINE (W.). — Recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. *Rev. gén. bot.*, **5**, 449-473, 1893.

- PARTRIDGE (S. M.) et WESTALL (R. G.). — Filter paper partition chromatography of sugars. 1-2. *Bioch. Journ.*, **42**, 238-253, 1948.
- PERCIVAL (J.). — The wheat plant. A monograph. London, Duckworth and Co ed., 1921.
- PETIT (L.) et GUILLEMET (R.). — Comportement des mélasses de betteraves sur un échangeur de cations. *Ann. techno. I. N. R. A.*, **1**, 161-175, 1952.
- PETRIE (A. H. K.) et WOOD (J. G.). — Studies in the nitrogen metabolism of plants. I. The relation between the content of proteins, amino acids and water in the leaves. *Ann. Bot. n. s.*, **2**, 33-60, 1938.
- PIRSCHLE (K.). — Nitrate und Ammoniumsalze als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen bei konstanter Wasserstoffionen Konzentration. *Ber. d. d. bot. Ges.*, **47**, 86-92, 1929.
- PRIANISCHNIKOV (D.). — Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Energie des Eiweisszerfalls. *Ber. d. d. bot. Ges.*, **18**, 285-291, 1900.
- PRIANISCHNIKOV (D.). — Sur l'assimilation de l'ammoniaque par les plantes supérieures. *Rev. gen. bot.*, **36**, 5-11, 1924.
- PUCHER (G. W.), VICKERY (H. B.) et LEAVENWORTH (C. S.). — Determination of ammonia and of amid nitrogen in plant tissue. *Ind. and eng. chem.*, **7**, 152-156, 1935.
- QUETEL (R.). — Influence du forçage sur le métabolisme de l'azote, des sucres et du phosphore. *Librairie gén. de l'Ens.*, Paris, 1938.
- QUILICHINI (R.). — Contribution à l'évolution cytologique et chimique de quelques graines de Légumineuses. *Th. Doc. sc. nat.*, Bordeaux, 1949.
- RAACKE (I. D.). — Protein synthesis in Ripening Pea seeds. I. Analysis of whole Seeds. *Bioch. Journ.*, **66**, 101-110, 1957 a.
- RAACKE (I. D.). — Protein synthesis in Ripening Pea seeds. II. Development of embryos and seeds coats. *Bioch. Journ.*, **66**, 110-113, 1957 b.
- RAACKE (I. D.). — Protein synthesis in Ripening Pea seeds. III. Study of the Pods. *Bioch. Journ.*, **66**, 113-116, 1957 c.
- RAUTANEN (N.). — On the synthesis of the first amino-acids in green plants. *Thèse Phil. Univ.*, Helsinki, 1948.
- RICHARDSON (G. M.). — Critique on the biological estimation of amino-nitrogen. *Proc. Roy. soc.*, Londres, B, **115**, 142-169, 1934.
- SAVENBORN (S.), DANIELSON (C. F.) et SVEDBERG (T.). — *Svensk. Kem. Tidskr.*, **56**, 75, 1944.
- SCHULZE (E. W.). — Comparative investigation on the transpiration of barley with and without awns. *Mitt. Landw. Lehrkautz. K. K. Hochsh. Bod.*, Wien., **1**, 285-308, 1913.
- SCRIBAN (R.). — Les protides de l'Orge, du Malt et du Moût. *Th. Doc. sc. nat.*, Lille, 1951.
- SECHET (J.). — Contribution à l'étude de la printanisation. *Le botaniste*, **37**, 1-290, 1953.
- STEWART (F. C.), BIDWELL (R. G. S.) et YEMM (E. W.). — Protein metabolism, respiration and growth. A synthesis of results from the use of C^{14} labelled substrates and tissues cultures. *Nature*, Londres, **178**, 734-738, 1956.
- THOMPSON (J. F.), STEWART (F. C.) et ZACHARIUS (R. M.). — Investigations on nitrogen compounds and nitrogen metabolism in plants. I. The reaction of nitrogen compounds with ninhydrin on paper a quantitative procedure. *Plant. Physiol.*, **26**, 375-397, 1951 a.
- THOMPSON (J. F.) et STEWART (F. C.). — Investigations on nitrogen compounds and nitrogen metabolism in plants. II. Variables in two directional paper chromatography of nitrogen compounds : a quantitative procedure. *Plant. Physiol.*, **26**, 421-440, 1951 b.
- VAN SLYKE (D. D.). — A method for quantitative determination of aliphatic amino-group. I. *Journ. biol. chem.*, **9**, 187-207, 1911.

- VAN SLYKE (D. D.). — The quantitative determination of aliphatic amino-group. II. *Journ. biol. chem.*, **12**, 275-284, 1912.
- VAN SLYKE (D. D.), MAC FAYDEN (D. A.) et HAMILTON (P.). — Determination of free amino-acids by titration of the Carbon dioxyde formed in the reaction with ninhydrin. *Journ. biol. chem.*, **141**, 671-680, 1941.
- VICKERY (H. B.), PUCHER (G. W.), CLARK (H. E.), CHIBNALL (A. C.) et WESTALL (R. G.). — The determination of glutamine in the presence of asparagine. *Bioch. journ.*, **29**, 2710-2720, 1935 a.
- VICKERY (H. B.), PUCHER (G. W.) et CLARK (H. E.). — The preparation of glutamine. *Journ. biol. chem.*, **109**, 39-42, 1935 b.
- VICKERY (H. B.), PUCHER (G. W.), SCHOEINHEIMER (R.) et RITTENBERG (D.). — The assimilation of ammonia nitrogen by the tobacco-plant. A preliminary study with isotopic nitrogen. *Journ. biol. chem.*, **135**, 531-539, 1940.
- VIRTANEN (A. I.). — Neue Amino-und Ketosäuren in grünen Pflanzen und die Biosynthese der Aminosäuren. *Angew. chem.*, **14**, **15**, 381-388, 1955.
- VIRTANEN (A. I.) et LAINE (T.). — Biological synthesis of amino-acids from atmospheric nitrogen. *Nature*, Londres, **141**, 748-749, 1938.
- VIRTANEN (A. I.), ARHILM (A. A.), DUNDMANN (J.) et JAENNES (L.). — Vorkommen und Bedeutung der Oxaleessigsäure in grünen Pflanzen. *Journ. Prakt. chem.*, **162**, 71-90, 1943.
- WALKLEY (J.). — Protein synthesis in mature and senescent leaves of Barley. *New. Phytol.*, **39**, 362-369, 1940.
- WALKLEY (J.) et PETRIE (A. H. K.). — Studies on the nitrogen metabolism of plants. IV. On the changing nature in relation between proteins and amino-acids. *Ann. bot. n. s.*, **5**, 661-673, 1941.
- WHITEHEAD (E. I.), VIETS (F. G.) et MOXON (A. L.). — Nitrogen distribution on the Corn plant. *Agric. Exp. Sta. S. Dakota.*, **7**, 1-35, 1948.
- WHITEHEAD (E. I.) et MOYER (F. L.). — Identification and estimation of amino-acids which accumulate in Corn plant fertilized with excess ammonium nitrogen. *Proc. S. Dakota. Acad. Sc.*, **28**, 74-75, 1949.
- WHITEHEAD (E. I.), MOYER (F. L.) et MOXON (A. L.). — The effect of ammonium fertilisation on the water soluble amino-acids of the Corn plant. 118^e Nat. Meeting of the Am. Chem. Soc., Chicago, 1950.
- YEMM (E. W.). — Respiration of barley plants. III. Protein Catabolism in starving leaves. *Proc. Roy. Soc. Londres, B*, **123**, 243-273, 1937.
- YEMM (E. W.) et FOLKES (B. F.). — The amino-acids of cytoplasmic and chloroplastic proteins of Barley. *Bioch. journ.*, **55**, 700-707, 1953.
- YEMM (E. W.). — The synthesis and interconversion of amino-acids in barley seedlings. *Rapp. et Commun. Cong. Int. Bot. Paris*, sect. **11**, 44-45, 1954.
- YOVANOVITCH (A.). — Microdosage de l'ammoniaque. Application au dosage de l'ammoniaque urinaire. *Bull. Soc. Chim. biol.*, **7**, 665-672, 1925.
- ZOEGL (A.) et MIKOSCH (C.). — Die Function der Grannen der Gerstennähr. *Ann. Agr., Wien*, **21**, 143-144; *Math. Naturw., Wien*, **101**, 1033-1060, 1892.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction	9
Méthodes et techniques	11
Préparation des échantillons végétaux	11
Extraction des composés azotés solubles	11
Dosages des formes azotées	12
Analyse chromatographique des acides aminés	16
Précision des dosages obtenus avec les différentes méthodes....	18
Mode d'expression des résultats	18
Recherches personnelles	19
Étude de la germination	19
Généralités	19
Expériences et résultats	23
Germination à 6°C	23
Germination à 12°C	27
Germination à 25°C	31
Conclusions	36
Étude de la croissance	37
Périodes de croissance	37
Variations des substances azotées au cours de la croissance....	39
A) Période végétative	39
Exp. 1.....	39
Exp. 2.....	42
Sans apport d'azote minéral	42
Avec apport d'azote minéral	45
B) Période de reproduction	49
Montaison et sortie de l'épi :	
Feuille n° 1	51
Feuille n° 2	53
Feuille n° 3	54
Feuille n° 4	56
Feuille n° 5	57
Feuille n° 6	58
Discussion et conclusion	59

Maturation de l'épi :	61
Exp. 1	62
Exp. 2	66
Conclusions	75
Examen de la répartition des substances azotées dans les différentes parties de l'épi	75
Étude des variations de quelques acides aminés libres au cours de la maturation de l'épi	78
Conclusion	85
Index bibliographique	87

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA RESPIRATION. FACTEURS INTERVENANT DANS LE RÉGLAGE DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 8 Décembre 1958.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRÈS.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean SARRAILH.

Imprimerie Bussière à Saint-Amant (Cher), France. — 29-6-1959.

Dépôt légal : 2^e trimestre 1959. N^o d'impression : 368.

